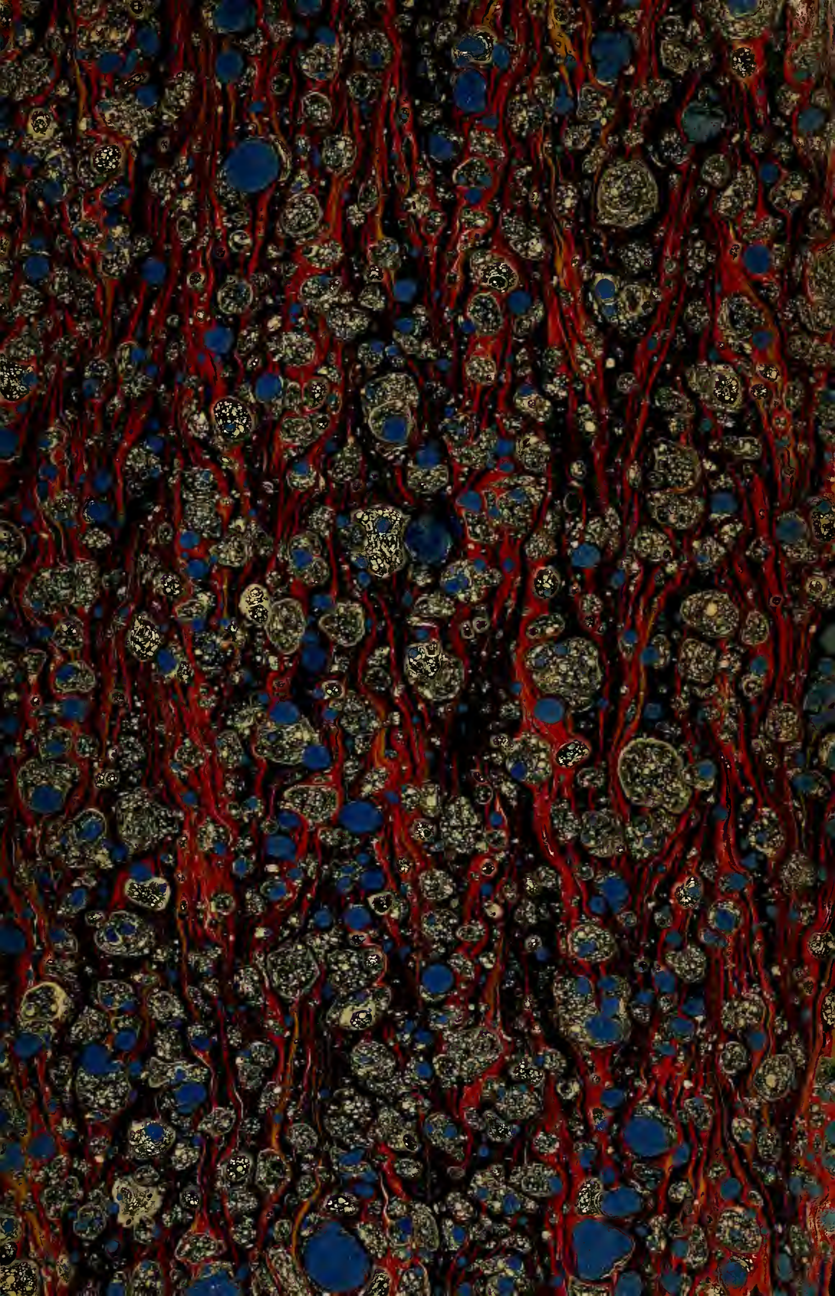

COLUMBIA LIBRARIES OFFSITE
HEALTH SCIENCES STANDARD
HX00023540
RECAP


COLUMBIA UNIVERSITY
DEPARTMENT OF PHYSIOLOGY
THE JOHN G. CURTIS LIBRARY

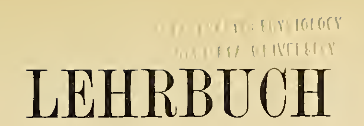


John G. Curtis









LEHRBUCH

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

VON

DR. ROBERT TIGERSTEDT
PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE
AM KAROLINISCHEN MEDICO-CHIRURGISCHEN INSTITUT IN STOCKHOLM

ZWEITER BAND

MIT 196 TEILWEISE FARBIGEN ABBILDUNGEN IM TEXT

LEIPZIG
VERLAG VON S. HIRZEL
1898.

Inhalt.

Seite

Fünfzehntes Kapitel. **Die Leistungen der quergestreiften Muskeln** . 1

Erster Abschnitt. **Allgemeine Physiologie der Muskeln und der Nerven** 1

§ 1. Die Grundgesetze der Nerventhätigkeit. 2

§ 2. Die Eigenschaften des ruhenden Muskels 3

a. Der feinere Bau des quergestreiften Muskels 3

b. Die Elasticität des ruhenden Muskels 3

c. Die Chemie des Muskels 4

§ 3. Die Reizung des Nerven und des Muskels 6

a. Die Muskelkurve 6

b. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven . . . 9

c. Die mechanische Reizung des Nerven 10

d. Die elektrische Reizung der Muskeln und der Nerven 10

e. Die Wirkung schnell nacheinander folgender Reize 21

f. Die willkürliche Kontraktion 23

§ 4. Die Thätigkeitserscheinungen des Nerven und des Muskels 24

a. Die elektrischen Erscheinungen 24

b. Der Muskelton 28

c. Die chemischen Veränderungen bei der Muskelthätigkeit 28

d. Die mechanische Arbeit bei der Muskelkontraktion 28

e. Die Wärmebildung im Muskel 33

§ 5. Die centrale Innervation des Muskels 37

§ 6. Ermüdung und Erholung des Nerven und des Muskels . . 37

a. Die allgemeinen Erscheinungen 37

b. Die Ermüdungserscheinungen beim Menschen 39

§ 7. Die Totenstarre. 43

Zweiter Abschnitt. **Die gegenseitigen Beziehungen zwischen den Muskeln und den übrigen Organen des Körpers** 44

Dritter Abschnitt. **Einige besondere Muskelwirkungen** 47

§ 1. Die allgemeinen Eigenschaften der Knochen 47

§ 2. Die Aufgaben der speciellen Muskelmechanik 48

§ 3. Allgemeines über die mechanischen Wirkungen der Skelettmuskeln 51

§ 4. Das aufrechte Stehen 52

a. Der Schwerpunkt des menschlichen Körpers 53

b. Das aufrechte Stehen 54

c. Das Sitzen 57

Seite

§ 5. Die Ortsveränderungen des Körpers 57
a. Geschichtliches und Methodisches 57
b. Die allgemeinen Erscheinungen des Ganges 58
c. Die Muskelthätigkeit beim Gehen 61
d. Das Laufen 62
e. Das Schwimmen 62

Sechzehntes Kapitel. **Über die Sinnesempfindungen im allgemeinen** 64
Erster Abschnitt. **Die qualitativen Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung** 64
Zweiter Abschnitt. **Die quantitativen Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung** 70
§ 1. Das Weber'sche Gesetz 70
§ 2. Die Reizschwelle bei verschiedenen Sinnesorganen . . . 71
a. Druckempfindungen 71
b. Bewegungsempfindungen 73
c. Gehörsempfindungen 73
d. Gesichtsempfindungen 74
§ 3. Die Prüfung des Weber'schen Gesetzes 74
a. Methodisches 74
b. Druck- und Bewegungsempfindungen 75
c. Gehörsempfindungen 76
d. Gesichtsempfindungen 76
e. Geschmacksempfindungen 77
§ 4. Das psychophysische Gesetz 77

Siebzehntes Kapitel. **Die sensorischen Funktionen der Haut** . . . 79
§ 1. Die Temperaturempfindungen 79
§ 2. Die Druck- und Berührungsempfindungen 85
§ 3. Der sogenannte Ortssinn 87
§ 4. Der Schmerz 90

Achtzehntes Kapitel. **Die Organempfindungen** 95
§ 1. Die Bewegungsempfindungen 96
§ 2. Die physiologische Bedeutung der Tast- und Bewegungsempfindungen 100
§ 3. Das innere Ohr (die Bogengänge und die Otolithensäckchen) 104
a. Anatomisches 104
b. Die experimentelle Ausschaltung der Bogengänge 107
c. Die künstliche Reizung der Bogengänge 111
d. Die Otolithensäcke 113
e. Erfahrungen am Menschen 114

Neunzehntes Kapitel. **Die Geschmacks- und Geruchsempfindungen** . 117
§ 1. Die Geschmacksempfindungen 117
§ 2. Die Geruchsempfindungen 121

Zwanzigstes Kapitel. **Die Gehörsempfindungen. Die Stimme und die Sprache** 127
Erster Abschnitt. **Die Gehörsempfindungen** 127
§ 1. Die adäquaten Reize des Gehörorgans 127
a. Die Tonstärke 128
b. Die Tonhöhe 128
c. Die Klangfarbe 131

Seite
§ 2. Die Schallleitung im Ohr 135
a. Das äussere Ohr 135
b. Das mittlere Ohr 137
§ 3. Die Reizung des Gehörnerven 141
a. Die Resonatoren in der Schnecke 142
b. Einwendungen gegen die Resonanztheorie 146
§ 4. Konsonanz und Dissonanz 149
Zweiter Abschnitt. **Physiologie der Stimme und der Sprache** 151
§ 1. Die Wirkungen der Kehlkopfmuskeln 151
§ 2. Die Stimmbildung 154
§ 3. Die Stimmregister 155
§ 4. Der Umfang und die Lage der Stimme 157
§ 5. Die Sprachlaute 158
a. Die Vokale 158
b. Die Konsonanten 161

Einundzwanzigstes Kapitel. **Die Gesichtsempfindungen** 163
Erster Abschnitt. **Die Lichtbrechung im Auge** 164
§ 1. Die Lichtbrechung in einem centrierten optischen System . 164
a. Die Lichtbrechung in einem einfachen optischen System 166
b. Die Lichtbrechung in einem centrierten optischen System 169
c. Linsen 173
§ 2. Die optischen Konstanten des Auges 175
§ 3. Die Bilder auf der Netzhaut 180
a. Direktes und indirektes Sehen 180
b. Die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut 181
c. Gesichtswinkel und Sehschärfe 184
§ 4. Die statische Refraktion des Auges 187
§ 5. Prüfung des Auges als optisches Instrument 189
a. Die Menge des zur Netzhaut gelangenden Lichtes 190
b. Die Durchsichtigkeit der Augenmedien 191
c. Die Centrierung des Auges 193
d. Die Form der brechenden Flächen 193
e. Der Astigmatismus 194
f. Der Winkel zwischen der Gesichtslinie und der Augenaxe 197
g. Die Farbenzerstreuung im Auge 198
h. Zusammenfassung 199
§ 6. Die Regenbogenhaut 200
§ 7. Die Akkommodation des Auges 203
a. Die Akkommodationsbreite 203
b. Der Mechanismus der Akkommodation 205
§ 8. Der Augenspiegel 211
a. Das Augenspiegeln in umgekehrtem Bilde 212
b. Das Augenspiegeln in aufrechtem Bilde 214
c. Die Bestimmung der statischen Refraktion mit dem Augenspiegel . 216
d. Der Astigmatismus 217
e. Das Bild des Augengrundes 218
Zweiter Abschnitt. **Die Erregung der Netzhaut und die Gesichtsempfindungen** 219
§ 1. Die erregenden Wirkungen verschiedener Lichtstrahlen. 219
a. Die ultraroten Strahlen 220
b. Die ultravioletten Strahlen 222
c. Die leuchtenden Strahlen 222

Seite

§ 2. Die funktionellen Veränderungen der Netzhaut 223
a. Der Sehpurpur 223
b. Morphologische Veränderungen bei der Netzhaut 224
c. Elektrische Erscheinungen 225
§ 3. Der Verlauf der Erregung in der Netzhaut 226
§ 4. Die Ermüdung und Erholung der Netzhaut 229
a. Ermüdung und Erholung 229
b. Die Adaptation 230
§ 5. Die Helligkeit in den verschiedenen Teilen des Spektrums. — Physiologische Verschiedenheiten der Stäbchen und Zapfen 231
§ 6. Die Farbenempfindungen 233
a. Die Unterschiedsempfindlichkeit für Farben 233
b. Die successive Farbeninduktion 235
c. Die Methoden der Farbenmischung 236
d. Die Resultate der Farbenmischung 237
e. Zur Theorie der Farben 239
f. Der simultane Kontrast 245

Dritter Abschnitt. **Die Bewegungen des Auges und die Gesichtswahrnehmungen** 248
§ 1. Die Augenmuskeln und ihre Wirkungen 248
a. Anatomie der Augenmuskeln 248
b. Die Wirkungen der Augenmuskeln 248
c. Die thatsächlich ausgeführten Augenbewegungen 251
§ 2. Die Bedeutung der Augenbewegungen für die Projektion der Gesichtswahrnehmungen nach aussen 253
§ 3. Das Sehen mit zwei Augen 257
a. Die Korrespondenz der Netzhäute 257
b. Das Einfachsehen mit zwei Augen 259
c. Die Tiefenwahrnehmungen 261
Anhang. **Die Ernährung und die Schutzeinrichtungen des Auges** . . 264

Zweiundzwanzigstes Kapitel. **Die Physiologie der Nervenzelle und des Rückenmarkes** 267
§ 1. Allgemeines über den feineren Bau des Nervensystems . 267
§ 2. Der Bau des Rückenmarkes 268
§ 3. Verschiedene Arten von Nerven 270
a. Einteilung der Nerven nach ihrer physiologischen Aufgabe 270
b. Die besonderen Eigenschaften verschiedener Arten von Nervenfasern 271
c. Der Bell'sche Lehrsatz 272
§ 4. Die Leistungen der Nervenzelle 273
a. Die nutritive Aufgabe der Nervenzelle 273
b. Die physiologischen Reize der Nervenzelle 276
c. Die Reaktionsweise der Nervenzelle bei Reizung 277
d. Die Abhängigkeit der Nervenzelle von der Blutzufuhr 279
e. Morphologische Veränderungen bei der Nervenzelle. Neubildung und Regeneration 280
§ 5. Die Reflexvorgänge 281
a. Die Segmentierung im centralen Nervensystem 281
b. Allgemeines über Reflexe 282
c. Die Hemmung von Reflexen 283
d. Verstärkung von Reflexen 285
e. Reflexe bei verschiedenen Reizen 286

Seite

§ 6. Die automatische Reizung 286
§ 7. Der Tonus 287
§ 8. Die centralen Leistungen der peripheren Nervenzellen . 288
§ 9. Die Centren im Rückenmark 293
a. Der Einfluss der Rückenmarkscentren auf die Bewegungen der Skelettmuskeln 293
b. Der Einfluss der Rückenmarkscentren auf die vegetativen Verrichtungen 295
§ 10. Die Leitungsbahnen im Rückenmark 296
a. Die elektrische Reizung des Rückenmarkes 296
b. Die Methoden zur Bestimmung der Leitungsbahnen im Rückenmark 296
c. Die anatomischen Angaben über die Leitungsbahnen im Rückenmark 297
d. Experimentelle und klinische Erfahrungen über die Leitungsbahnen im Rückenmark 301

Dreiundzwanzigstes Kapitel. **Die Physiologie des Hirnstammes** . . 307
§ 1. Allgemeine Übersicht 307
a. Methodisches 307
b. Die Einteilung des Gehirns 309
§ 2. Das Kopfmark (Medulla oblongata) 310
§ 3. Das Hinterhirn 313
a. Das Kleinhirn 314
b. Die Kleinhirnschenkel 322
c. Die Brücke 322
§ 4. Das Mittelhirn 323
a. Die Vierhügel 323
b. Die Grosshirnschenkel 324
§ 5. Das Zwischenhirn 325
§ 6. Die Leistungen des Hirnstammes an und für sich 326

Vierundzwanzigstes Kapitel. **Die Physiologie des Grosshirns** 336
Erster Abschnitt. **Die Grosshirnganglien** 339
Zweiter Abschnitt. **Die motorischen und sensorischen Rindenfelder** . 340
§ 1. Die motorischen Rindenfelder 340
a. Allgemeine Übersicht 340
b. Die Reizung der motorischen Rindenfelder bei verschiedenen Säugetieren 341
c. Gleichseitige und gekreuzte Wirkungen bei Reizung der motorischen Rindenfelder 348
d. Die Kommissuren zwischen den beiderseitigen Rindenfeldern . . . 349
e. Die Rindenepilepsie 350
f. Die Ausschaltung der motorischen Rindenfelder 351
g. Der Verlauf der Leitungsbahnen von den motorischen Rindenfeldern nach den Muskelkernen 356
h. Die Entwickelung der motorischen Rindenfelder 357
§ 2. Die Einwirkung der Grosshirnrinde auf die vegetativen Prozesse im Körper 358
§ 3. Die sensorischen Rindenfelder 359
a. Gefühls- und Tastsinn 360
b. Geruchs- und Geschmackssinn 363
c. Gehörssinn 363
d. Gesichtssinn 365
e. Zusammenfassung 367

Seite
Dritter Abschnitt. **Die psycho-physischen Leistungen des Grosshirns** 368
§ 1. Die Bedeutung der motorischen und sensorischen Rindenfelder 368
§ 2. Die Sprachvorstellungen 371
§ 3. Die Associationscentren Flechsig's 376
a. Anatomisches 376
b. Das vordere Associationscentrum 377
c. Das hintere Associationscentrum 378
d. Schlussübersicht 380
§ 4. Der zeitliche Verlauf der psycho-physischen Prozesse . . . 382
Anhang. **Die Ernährung des Gehirns** 386

Fünfundzwanzigstes Kapitel. **Die specielle Nervenphysiologie** . . . 390
§ 1. Die Gehirnnerven 390
§ 2. Die Rückenmarksnerven 393
a. Sensible Nerven 393
b. Motorische Nerven 394
§ 3. Die sympathischen Nerven 395
a. Der Zusammenhang zwischen den sympathischen Nerven und dem centralen Nervensystem 395
b. Der Verlauf der sympathischen Fasern 396

Sechsundzwanzigstes Kapitel. **Physiologie der Zeugung und des Wachstums** 399
Erster Abschnitt. **Physiologie der Zeugung und der Geburt** 399
§ 1. Die männlichen Geschlechtsorgane 400
a. Die Hoden 400
b. Die accessorischen Geschlechtsdrüsen 400
c. Die Erektion und Ejakulation 401
§ 2. Die weiblichen Geschlechtsorgane 402
a. Die Eierstöcke und die Tuben 402
b. Die Gebärmutter 404
c. Die Schwangerschaft und die Geburt 405
d. Die Innervation der weiblichen Geschlechtsorgane 407
§ 3. Die Milchsekretion 408
a. Die Milch 408
b. Die Sekretion der Milch 410
Zweiter Abschnitt. **Das Wachstum des menschlichen Körpers** 412
Sachregister 419

FÜNFZEHNTES KAPITEL.

Die Leistungen der quergestreiften Muskeln.

Die Aufgabe der quergestreiften Muskeln besteht darin, teils die verschiedenartigen Bewegungen des Körpers zu besorgen, teils zur Wärme-Bildung und -Regulation des Körpers beizutragen. In diesem Kapitel wollen wir zuerst die allgemeinen Eigenschaften der Muskeln untersuchen, um dann die Bedeutung derselben als Organe im Körper näher zu erörtern.

Erster Abschnitt.

Allgemeine Physiologie der Muskeln und der Nerven.

Da die allgemeinen Eigenschaften der Muskeln und der Nervenfasern in vielerlei Hinsicht miteinander übereinstimmen und die Erfahrungen an den Nerven die bei den Muskeln auftretenden entsprechenden Erscheinungen vielfach aufklären, ist es angezeigt, dieselben hier im Zusammenhang darzustellen.

Die allgemeinen Eigenschaften der Muskeln und der Nerven sind seit langer Zeit von den Physiologen mit Vorliebe untersucht worden, weil man sich aus diesen Untersuchungen sehr bedeutungsvolle Aufschlüsse in Bezug auf die Grundeigenschaften der lebendigen Substanz überhaupt versprach. Durch die hierher gehörigen Arbeiten ist auch eine überaus zahlreiche Anzahl von Thatsachen gesammelt worden, welche indessen leider noch keine durchgeführte Theorie der Nerven- und Muskelthätigkeit erlauben. So bedeutungsvoll diese Thatsachen auch sind, müssen wir uns doch darauf beschränken, nur die allerwichtigsten unter denselben hier zu erwähnen, weil eine eingehendere Darstellung dem Zweck dieses Lehrbuches nicht entsprechen würde.

Die hier zu erwähnenden Thatsachen sind, wenn nicht ausdrücklich etwas anderes bemerkt wird, an den vom Körper ausgeschnittenen, überlebenden Muskeln, bezw. Nerven des Frosches ermittelt. Bei der Untersuchung der allgemeinen Eigenschaften der Nerven benutzt man in der Regel den N. ischiadicus, und in den meisten Fällen dient der

mit dem Nerven zusammenhängende Muskel als Indikator der Nerventhätigkeit, indem man aus dem Verhalten des Muskels Schlüsse auf die Grösse u. s. w. der im Nerven stattfindenden Erregung zieht. Die Formveränderungen des Muskels werden meistens unter Anwendung der graphischen Methode registriert (vgl. I, S. 9 und folg.).

§ 1. Die Grundgesetze der Nerventhätigkeit.

Die Eigenschaften der verschiedenen Arten von Nervenfasern werden in Kapitel XXII näher erörtert werden. Hier seien nur die Grundgesetze der Nerventhätigkeit kurz zusammengestellt.

Wenn man an einem lebenden Tiere einen Nerven durchschneidet, so vermag er natürlich nicht mehr die Erregung fortzupflanzen. Dasselbe ist aber auch dann der Fall, wenn man ihn einfach abbindet. Um leistungsfähig zu sein, muss also der Nerv nicht nur seine physikalische, sondern auch seine physiologische Kontinuität unversehrt bewahren.

Verschiedene Einwirkungen vermögen die Fähigkeit des Nerven, die Erregung fortzupflanzen, eine Zeit lang aufzuheben. Hierher gehört z. B. ein äusserer Druck von genügender Stärke, wie er z. B. beim Einschlafen der Glieder stattfindet, lokale Einwirkung gewisser chemischer Agentien, wie Chloroform, Alkohol u. s. w. Alle diese Eingriffe haben das miteinander gemein, dass sie, ohne den Nerven zu zerstören, seine physiologische Kontinuität für eine längere oder kürzere Zeit mehr oder weniger herabsetzen oder sogar aufheben.

Die in einer Nervenfaser ausgelöste Erregung pflanzt sich nur in dieser und deren Verzweigungen fort und geht nicht von der einen Nervenfaser auf andere, neben ihr verlaufende Nervenfasern über (Gesetz der isolierten Leitung).

Das Gesetz von der isolierten Leitung gilt — was fast selbstverständlich ist — auch von den Leitungsbahnen im centralen Nervensystem. Man kann sich in der einfachsten Weise von der Richtigkeit dieses Gesetzes überzeugen, wenn man z. B. an der Zungenspitze zwei Punkte, die nur etwa 1 mm voneinander entfernt sind, gleichzeitig mit je einer scharfen Spitze berührt: man unterscheidet dabei ganz genau die beiden Spitzen voneinander, was natürlich nur durch die isolierte Nervenleitung möglich ist.

In nächstem Zusammenhange hiermit steht die Erfahrung von dem unveränderlichen Erfolg der Nervenreizung, d. h. dass die Reizung eines bestimmten Nerven nur auf das mit ihm verbundene Erfolgsorgan und nicht auf andere einwirkt. Als Erfolgsorgan bezeichnen wir dasjenige mit dem Nerven zusammenhängende Organ, welches von dem betreffenden Nerven beeinflusst wird. Das Erfolgsorgan eines Muskelnerven ist also der Muskel, das eines Drüsennerven die Drüse u. s. w. Die Erfolgsorgane der centripetalen Nerven sind diejenigen Stellen des centralen Nervensystems, wo sie endigen. Es zeigt nun aber die Erfahrung, wie dies später näher ausgeführt werden soll, dass diese Erfolgsorgane Nervenzellen darstellen, von welchen

neue Nervenbahnen ausgehen, die wieder an anderen Stellen des centralen Nervensystems endigen u. s. w., und auf diese Weise kann durch Reizung eines centripetalen Nerven eine ganze Reihe von verschiedenen Stationen im centralen Nervensystem erregt werden. Endlich kann hierdurch eine Station in Thätigkeit versetzt werden, welche ihrerseits mit einem centrifugalen Nerven in Verbindung steht, und dann wird unter Mitwirkung dieses Nerven in dem zugehörigen peripheren Organ eine Erregung ausgelöst — wir benennen diese Erscheinung einen Reflex (vgl. Kap. XXII). Wegen der mannigfachen Art und Weise, in welcher die Nervenfasern im centralen Nervensystem miteinander kombiniert sind, kann also eine sehr grosse Komplikation der Wirkung einer centripetalen Reizung zu Stande kommen, ohne dass das Gesetz von dem unveränderlichen Erfolg der Reizung dadurch im geringsten beeinträchtigt wird.

An welcher Stelle während seines Verlaufes ein Nerv auch getroffen werden mag, immer wird die Erregung in beiden Richtungen fortgepflanzt. Dies wird am besten durch den Aktionsstrom (vgl. I, S. 46) bewiesen. Wenn man einen Nerven in seiner Mitte reizt und seine beiden Enden mit je einem Galvanometer verbindet, so erscheint der Aktionsstrom in beiden. Und dies findet nicht allein bei den aus centripetalen und centrifugalen Nervenfasern zusammengesetzten gemischten Nervenfasern statt, sondern kann auch an den vorderen Nervenwurzeln, welche nur centrifugale Nervenfasern enthalten, nachgewiesen werden (du Bois-Reymond).

§ 2. Die Eigenschaften des ruhenden Muskels.

a. Der feinere Bau des quergestreiften Muskels.

Der quergestreifte Muskel hat bekanntlich einen sehr verwickelten Bau, und seine histologische Struktur zeigt bei der Kontraktion gesetzmässig hervortretende Veränderungen. Da diese jedoch für die theoretische Deutung der Muskelthätigkeit vorläufig keine grössere Bedeutung haben — obwohl eine der wichtigsten Aufgaben der Muskelphysiologie gerade darin liegt, diese histologischen Veränderungen mit den physiologischen Erfahrungen über die Muskelthätigkeit in Zusammenhang zu bringen — will ich dieselben hier übergehen und weise auf die Darstellungen der anatomischen Lehrbücher hin.

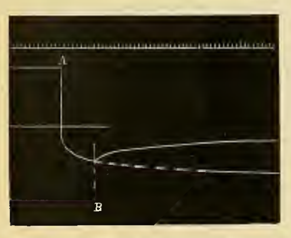
b. Die Elasticität des ruhenden Muskels.

Wenn ein vertikal herabhängender metallener Draht mit einem bestimmten Gewicht belastet wird, so nimmt er seine dieser Belastung entsprechende Länge fast augenblicklich an und dehnt sich (praktisch genommen) nicht weiter aus, wie lange auch das betreffende Gewicht an ihm hängt, d. h. die sekundären elastischen Erscheinungen sind bei ihm nur sehr schwach entwickelt. Ganz anders bei dem Muskel sowie bei den organischen Geweben überhaupt. Belasten wir einen vorher unbelasteten Muskel mit m Gramm, so wird der Muskel allerdings momentan um eine gewisse Quantität verlängert, seine Länge nimmt aber bei konstant bleibender Belastung, obwohl mit stetig abnehmender Stärke, ununterbrochen zu. Diese sekundäre

elastische Erscheinung wird als Nachdehnung bezeichnet. Wird der durch ein gewisses Gewicht gedehnte Muskel entlastet, so verkürzt er sich zuerst schnell, dann immer langsamer. Auch in diesem Falle zeigt der Muskel eine sekundäre elastische Erscheinung, eine Nachschrumpfung (vgl. Fig. 1).

Die sekundären elastischen Erscheinungen erschweren in einem sehr beträchtlichen Grade die nähere Untersuchung über die Elasticität des Muskels und wie seine Länge von der Belastung abhängt. Um den Einfluss der Nachdehnung u. s. w. möglichst zu beschränken, haben Marey und Blix Vorrichtungen getroffen, durch welche die Belastung des Muskels ununterbrochen und zwar sehr schnell gesteigert oder vermindert wird und gleichzeitig die Längenvariationen des Muskels sich selbst registrieren. Blix erzielt dies durch den in Figur 2 dargestellten, von Lovén modificierten Apparat.

Das Stativ *i* trägt den Muskelhebel *c*, an welchem der Muskel bei *m* angreift. Der Hebel ist durch das Gewicht *h* belastet und wird durch das Gegengewicht *k* äquilibriert. Zwischen zwei an der Bodenplatte des Apparates festgeschraubten Leisten kann die Platte *f* mit der an ihr befestigten Schreibtafel *l* hin- und zurückgeschoben werden. Bei diesen Bewegungen verändert, wie aus der Figur ersichtlich, auch das Gewicht *h* seinen Angriffspunkt am Hebel in derselben Richtung und mit derselben Geschwindigkeit. Dadurch wird also die auf den Muskel wirkende Belastung proportional der Exkursion der Schreibtafel verändert, und die solcher Art erhaltene Kurve stellt daher die Dehnungskurve des Muskels bei stetig zu- bezw. abnehmender Belastung dar. Auf eine nähere Kritik des Apparates können wir indessen hier nicht eingehen.



Figur 1. Die Längenveränderungen zweier Adduktoren, *A*, bei Belastung mit 100 g. *B*, Entlastung. Nach Blix.

In dieser Weise werden Kurven von dem in Figur 3 dargestellten Aussehen erhalten. Wie aus derselben hervorgeht, ist die Längenzunahme des Muskels bei gleich grossem Zuwachs der Belastung um so kleiner, je grösser die Belastung ist, d. h. der Elasticitätskoëfficient nimmt bei steigender Spannung des Muskels immer mehr zu. Ferner ergiebt sich aus der Figur, dass die Entlastungskurve des Muskels unterhalb der Belastungskurve verläuft, was aber von der Nachdehnung nicht bedingt ist. Endlich ist zu erwähnen, dass die Elasticität des Muskels eine sehr vollkommene ist: d. h. nach stattgefundener Entlastung nimmt der Muskel wieder seine frühere Länge an, und es treten permanente Verlängerungen in merkbarem Grade nur dann auf, wenn man durch zu starke Dehnungen Berstungen in der Muskelsubstanz hervorruft.

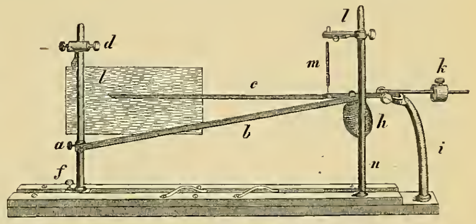
c. Die Chemie des Muskels.

Das Sarkolemma der quergestreiften Muskelfasern besteht aus einer eigentümlichen albuminoiden Substanz, welche dem Elastin ähnlich ist.

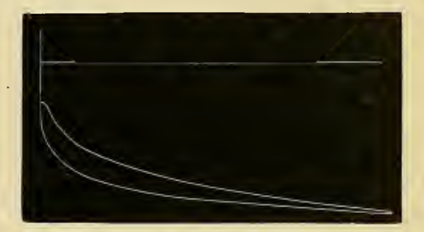
Die Reaktion des frischen, ruhenden Muskels wurde lange als sauer aufgefasst. Indessen zeigte du Bois-Reymond, dass die Reaktion des Fleisches von verschiedenen Säugetieren eine mehr oder weniger alkalische ist. Nähere Untersuchungen über diesen Gegenstand haben ergeben, dass es für den ruhenden Muskel nicht eine Reaktion, sondern gewissermassen zwei giebt: eine Lakmoïd- und eine Curcumareaktion. Auf

Lakmoïd reagiert der Muskel alkalisch und auf Curcuma neutral oder schwach sauer. Dasselbe Verhalten zeigt auch das Wasserextrakt von quergestreiften Muskeln. Nach den Ermittlungen von Röhmann wird die sauere Reaktion des Wasserextraktes auf Curcuma im wesentlichen durch Monophosphat, und die alkalische Reaktion auf Lakmoïd durch saures kohlensaures Natrium, durch Diphosphat sowie auch durch Alkaliverbindungen von Eiweisskörpern bedingt.

Wenn man Muskeln mittelst Durchspülung mit einer physiologischen Kochsalzlösung vom Blut befreit, sie dann bei einer Temperatur von etwa — 7° C. frieren lässt und bei derselben Kälte fein zerreibt, diesen Muskelschnee darauf in ein erwärmtes Zimmer bringt, so thaut derselbe zu einer syrupartigen, sehr trüben Flüssigkeit auf. Diese koaguliert spontan, wahrscheinlich unter dem Einfluss eines Enzyms, und dabei scheidet sich ein Gerinnsel aus, welches zum grössten Teil aus einem globulinartigen Eiweisskörper, Myosin, besteht (Kühne). Eine Lösung von Myosin in Kochsalz gerinnt bei Erwärmen auf 56° C. In schwach sodahaltiger Lösung bei niederer Temperatur zu Gallerte eingetrocknet, zeigt das Myosin deutliche Doppelbrechung. Das Myosin beträgt 3—11 Proc. des frischen Muskels. — Das erwähnte Gerinnsel enthält ferner einen anderen, bei 45—51° C. koagulierenden Eiweisskörper, das Muskulin (Halliburton), welches etwa 0,5 Proc. des frischen Muskels beträgt. — Im Muskel selbst finden sich ausserdem mehrere andere Eiweisskörper (Myoglobulin, Myoalbumin u. s. w.) vor.



Figur 2. Elasticitätsapparat, nach Blix und Lovén


Figur 3. Dehnungs- und Entlastungskurve vom Gastrocnemius des Frosches. Nach Nerander.

Die übrigen stickstoffhaltigen Bestandteile des Muskels stellen Zersetzungsprodukte des Eiweisses dar: unter diesen finden wir die schon oben besprochenen: Kreatin (im frischen Muskel 0.1—0.4 Proc.), Hypoxanthin, Xanthin und Guanin, deren Menge auf 1000 Teile der Trockensubstanz bezw. 2.3, 0.5 und 0.2 beträgt.

Die stickstoffreien organischen Bestandteile des Muskels sind: Inosit, Glykogen, Zucker, Fett u. s. w. Das Muskelglykogen befindet sich zwischen den Muskelfibrillen in Form feiner längs verlaufender Streifen, welche in die Bindegewebszellen eingelagert sind, die zwischen den kontraktilen Fasern liegen. Das Fett, inkl. Cholesterin und Lecithin, kommt nicht allein im intermuskularen Bindegewebe, sondern auch in dem hellen, das Licht einfachbrechenden Sarkoplasma vor.

Ihre Farbe verdanken die Muskeln einem eigenen roten Farbstoff (Myochrom), der dem Hämoglobin des Blutes sehr nahe steht, mit ihm jedoch nicht völlig überein-

stimmt, indem er in seinem spektroskopischen Verhalten von jenem etwas abweicht (K. A. H. Mörner).

Die folgende Tabelle enthält nach Neumeister eine Zusammenstellung der vorliegenden Angaben über die mittlere procentische Zusammensetzung des frischen Säugetiermuskels:

Wasser	75.5	Milchsäure	0.1—1.0
Feste Stoffe	24.5	Inosit	0.003
Organische Stoffe	23.5	Kreatin	0.21—0.28
Anorganische Stoffe	1.0	Hypoxanthin	0.04—0.12
Myosin	7.74	Guanin	0.005
Muskulin	0.5	Phosphorsäure	0.467
Serumalbumin	1.6	Chlor	0.067
In neutralen Flüssigkeiten unlösliche Eiweissstoffe u. s. w.	15.25	Kali	0.465
Kollagen	3.16	Natron	0.077
Fett	3.71	Kalk	0.009
Glykogen	0.7—1.0	Magnesia	0.041
		Eisenoxyd	0.006

§ 3. Die Reizung des Nerven und des Muskels.

a. Die Muskelkurve.

1. Zur Methodik. Zu dem über die graphische Registrierung der Muskelkontraktion in Kapitel I schon Erwähnten müssen wir noch einige Einzelheiten hinzufügen, welche zur richtigen Beurteilung der folgenden Thatsachen notwendig sind.

Die durch irgendwelchen Reiz hervorgerufene Muskelkontraktion kann in mehreren, prinzipiell verschiedenen Weisen registriert werden, welche sich schliesslich in zwei Gruppen teilen lassen, je nachdem die von dem Reiz bedingte Verkürzung gestattet wird oder nicht.

In letzterem Falle nimmt infolge der Reizung die Spannung des Muskels bei konstant bleibender Länge zu. Solche Zuckungen heissen daher isometrische Zuckungen, und die dabei erscheinenden Spannungsvariationen werden nach Fick in folgender Weise registriert (vgl. Fig. 4). Der Muskel (*M*) wird mit einer sehr kräftigen Feder (*f*) verbunden, die am besten aus einem Stahl- oder Glasstreifen besteht und einen langen Schreibhebel (*hs*) zur Aufzeichnung ihrer Exkursionen in vergrössertem Massstab trägt. Wird der Muskel gereizt, so sucht er die Feder durchzubiegen; da sie aber stark ist, giebt sie nur wenig nach, der Muskel kann sich daher nicht in irgendwelchem nennenswerten Grade verkürzen, und die ganze Wirkung der Reizung macht sich in einer Zunahme der Spannung geltend.

Bei der anderen Art von Registrierung benutzt man in der Regel einen mit einem Gewicht belasteten Hebel, und zwar wird die Belastung so gewählt, dass sie dem Verkürzungsbestreben des gereizten Muskels keinen unüberwindlichen Widerstand leistet. Der Hebel wird daher bei der Muskelkontraktion gehoben, und die Kurve giebt die Längenvariationen des Muskels während der durch den Reiz hervorgerufenen Zuckung an.

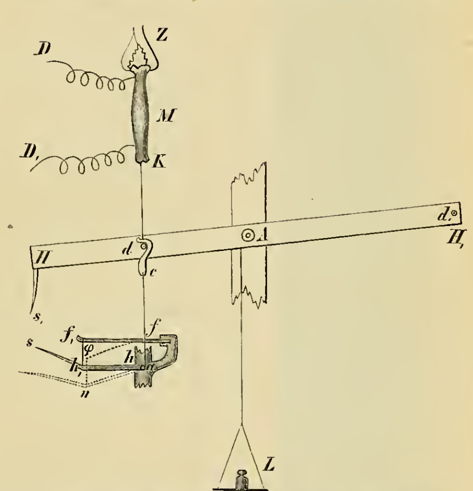
Bei der Kontraktion des Muskels erhält der belastende Hebel eine Beschleunigung nach oben, und nicht selten wird diese so stark, dass der Hebel nach oben geschleudert wird und von einem gewissen Augenblick an sich ganz frei bewegt, ohne den Muskel zu belasten. Dies geschieht, wenn die Masse der zu bewegenden Teile zu gross ist.

Es ist selbstverständlich, dass eine unter solchen Umständen gezeichnete Muskelkurve nur über den Anfangsteil der Konktraktion Aufschlüsse geben kann. Um das Schleudern thunlichst zu vermeiden, benutzt man, wie oben bemerkt (I, S. 13), Schreibhebel von sehr geringer Masse, und appliciert das belastende Gewicht ganz in der Nähe

von dessen Achse (vgl. Fig. 4 *L*), während der Muskel selbst in grösserer Entfernung davon den Hebel angreift. Hierdurch werden die Exkursionen der Belastung so gering wie möglich, und das Gewicht wird daher keine grössere Beschleunigung annehmen können. Infolgedessen wird das Schleudern vermieden und die solcherart erhaltene Kurve stellt, wenn alle Vorsichtsmassregeln richtig beobachtet sind, einen wahren Ausdruck des Verlaufes der Muskelzuckung unter den betreffenden Verhältnissen dar. Da man voraussetzt, dass die Spannung des Muskels während der ganzen Kontraktion die gleiche ist, wird diese Muskelzuckung als isotonisch bezeichnet. Eine wirkliche Isotonie lässt sich aber nicht erhalten (vgl. unten S. 29).

Um den zeitlichen Verlauf der Muskelkontraktion genau analysieren zu können, muss man dieselbe auf eine mit nicht zu geringer Geschwindigkeit (300—600 mm in 1 Sekunde) bewegte Schreibfläche registrieren.

2. Die einfache Zuckung. Die unter dem Einfluss verschiedener Reize erhaltenen Muskelkontraktionen sind entweder einfache Zuckungen oder summierte Zuckungen. Als einfache Zuckung oder schlechterdings Zuckung wird diejenige Muskelthätigkeit bezeichnet, welche durch einen einmaligen Reiz ausgelöst wird. Unter summierten Zuckungen versteht man die Muskelkontraktionen, welche durch schnell nacheinander folgende Reize ausgelöst werden (vgl. unten S. 21).



Figur 4. Apparat zur Registrierung der Längen- und der Spannungsvariationen des gereizten Muskels. Nach Fick. Wenn der Haken *c* losgemacht wird, so wird die Verbindung des Muskels mit dem Spannungsmesser aufgehoben, und der Muskel kann sich jetzt frei zusammenziehen.

Wenn der Muskel von einem Reiz getroffen wird, so erscheint es im ersten Anblick, als ob er sich augenblicklich kontrahierte. Dies ist indessen nicht der Fall, denn zwischen dem Moment der Reizung und dem Hervortreten des sichtbaren Effektes verstreicht, wie dies zuerst Helmholtz nachgewiesen hat (1850), eine messbare Zeit, welche als Latenzdauer der Muskelzuckung bezeichnet wird.

Das allgemeine Verfahren bei diesen sowie bei anderen feineren physiologischen Zeitbestimmungen wird durch folgendes Beispiel erläutert. Der sich genügend schnell bewegende Cylinder eines Registrierapparates trägt an seinem unteren Rande einen Dorn, durch welchen ein elektrischer Kontakt unterbrochen werden kann, und zwar ist dieser Dorn unverrückbar am Cylinder befestigt. Der Kontakt bildet einen Teil der primären Leitung eines Induktoriums, und der in der sekundären Rolle erzeugte Induktionsstrom wird durch den Muskel geleitet. Da nun dieser in demselben Augenblicke entsteht, wo

der primäre Strom geöffnet (bezw. geschlossen) wird, so ist es klar, dass der Muskel genau in demjenigen Moment vom Reiz getroffen wird, wo der Dorn den Kontakt unterbricht. Um diesen Moment am Cylinder zu bestimmen, schliesst man den Kontakt und bewegt nun den Cylinder sehr langsam, bis der Kontakt durch den Dorn gelöst wird. Dadurch wird der Muskel gereizt, zuckt und schreibt auf den nun so gut wie stillstehenden Cylinder eine Linie, welche den Moment der Kontaktunterbrechung angiebt. Nun wird der Kontakt wieder hergestellt und der Cylinder mit voller Geschwindigkeit bewegt: der Muskel wird wieder gereizt, seine Kurve erhebt sich aber nur in einer gewissen Entfernung von der Marke — diese Entfernung stellt natürlich die Latenzdauer dar (siehe Fig. 5).



Figur 5. Kontraktionskurve des Gastrocnemius des Frosches. Von links nach rechts zu lesen Die vertikale Linie links giebt den Moment der Reizung an.

Die Muskelzuckung erhebt sich nur sehr langsam von der Abscisse, und es ist in der That sehr schwer, ihren Beginnungspunkt genau festzustellen. Genauere Resultate werden erzielt, wenn man den Versuch so anordnet, dass der Muskel in demselben Moment, wo die Zuckung beginnt, den Strom zu einem elektrischen Signal öffnet.

Die Länge der Latenzdauer, die hauptsächlich an den Froschmuskeln bestimmt wurde, ist von verschiedenen Variablen abhängig. Bei maximaler Reizung und gewöhnlicher Zimmertemperatur (17—19° C.) beträgt sie im Mittel etwa 0,005 Sekunden; bei höherer Temperatur wird sie kürzer und bei niedrigerer Temperatur länger. Auch bei abnehmender Zuckungshöhe nimmt die Latenzdauer stetig zu. Dagegen wird sie unter sonst gleichen Umständen durch die Belastung und Spannung des Muskels äusserst wenig beeinflusst.

Wenn man die Verdickung des horizontal placierten Muskels durch zwei in möglichst grosser Entfernung voneinander auf ihm angebrachte Schreibhebel aufschreibt und ihn an seinem einen Ende reizt, so findet man, dass sich die Verdickung von dem gereizten Orte mit einer messbaren Geschwindigkeit über den Muskel ausbreitet (Aeby). Diese Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Muskel beträgt bei dem Froschmuskel etwa 3—4 m (Bernstein, Hermann) und bei den Muskeln des Menschen etwa 10—13 m pro Sekunde (Hermann).

Wenn man, wie bei den oben citierten Versuchen über die Latenzdauer der Muskelzuckung, die Elektroden an den beiden Enden des Muskels anbringt, so wird nicht die ganze intrapolare Strecke von dem Strom erregt, sondern die Erregung geht vom negativen Pol des Stromes aus (vgl. I, S. 57 und unten S. 17) und verbreitet sich von da aus mit einer gewissen Geschwindigkeit über den Muskel. Damit eine nachweisbare mechanische Wirkung vom Muskel ausgeübt werden mag, genügt es aber nicht, dass sich der vom Reiz getroffene Querschnitt kontrahiert, sondern die Erregung muss sich über eine gewisse Strecke des Muskels verbreiten. Es ist also leicht einzusehen, dass die mechanische

Latenzdauer des primär gereizten Muskelquerschnittes noch kürzer als die in oben erwähnter Weise bestimmte sein muss.

Nach Ende der Latenzdauer erhebt sich die Muskelkurve zum Maximum und fällt dann wieder herab. Bei jeder Muskelzuckung haben wir demnach zu unterscheiden 1) die Latenzdauer, 2) das Stadium der steigenden Energie, 3) den Gipfel und 4) das Stadium der sinkenden Energie. Bei dem Froschgastrocnemius dauert das Stadium der steigenden Energie bis zum Gipfel etwa 0.05—0.07 Sekunden und das Stadium der sinkenden Energie etwas länger.

3. Der Zuckungsverlauf verschiedener Muskeln. Wir würden indessen eine ganz falsche Auffassung erhalten, wenn wir uns vorstellen wollten, dass die Kurve Figur 5 wie auch ihr zeitlicher Verlauf für die Muskeln allgemein gültig wäre. Man begegnet nämlich allen möglichen Übergängen zwischen der äusserst kurzen Zuckungsdauer (0,0033 Sekunden) gewisser Insektenmuskeln bis zu der viele Sekunden dauernden Kontraktion der glatten Muskelfasern.

Ranvier lenkte zuerst die Aufmerksamkeit darauf, dass die bei einem und demselben Tiere vorkommenden Skelettmuskeln, die sich hinsichtlich ihrer Farbe voneinander unterscheiden, auch in Bezug auf ihre physiologischen Eigenschaften sehr grosse Verschiedenheiten darbieten. Diese beiden Muskelarten werden als rot und weiss bezeichnet. Bei den roten Muskeln ist die Latenzdauer länger, die Zuckungshöhe bei Einzelreizung weniger umfangreich sowie endlich die Kraft und die Ausdauer grösser als bei den weissen Muskeln. Jene sind also mehr befähigt zu einer angestrengten Arbeit. Später hat Grützner gezeigt, dass auch die einzelnen Muskeln im allgemeinen aus roten und weissen Abschnitten zusammengesetzt sind, sowie dass die Mischung der beiden Fasergattungen oft sehr innig ist.

b. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven.

Für das nähere Studium der bei der Reizung des Nerven stattfindenden Eigentümlichkeiten ist es notwendig, schon hier die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven zu erörtern. Die ersten hierher gehörigen Versuche verdanken wir wieder Helmholtz. Das Prinzip seiner Methode ist sehr einfach: man bestimmt in der schon beschriebenen Weise die Latenzdauer der Muskelzuckung, reizt aber nicht den Muskel direkt, sondern vom Nerven aus, und zwar indem man die Elektroden 1) in grosser Entfernung vom Muskel und 2) ganz nahe an ihm anbringt. Man findet dann, dass im ersten Falle die Latenzdauer grösser ist als im zweiten. Wenn nun die beiden Muskelzuckungen gleich gross sind, kann dieser Unterschied nur davon bedingt sein, dass die Erregung in 1) eine grössere Nervenstrecke als in 2) hat durchlaufen müssen. Die Erregung pflanzt sich also mit einer messbaren Geschwindigkeit durch den Nerven fort, und zwar beträgt sie bei den motorischen Nerven des Frosches bei Zimmertemperatur etwa 20—26 m pro Sekunde. Bei niedrigerer Temperatur ist sie geringer und steht ausser-

dem in einer gewissen Abhängigkeit von der Stärke der Reizung, indem sie bei zunehmender Reizstärke zunimmt.

Für die motorischen Nerven des Menschen hat man durch Registrierung der Verdickung des Muskels des Daumenballens bei Reizung des N. medianus die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung gleich etwa 33 m pro Sekunde gefunden.

Von den motorischen Nerven wird die Erregung unter Vermittlung besonderer Endapparate auf den Muskel übertragen. In diesen Endapparaten findet nun eine Verzögerung der Leitung statt, und es muss also derselben eine eigene Latenzdauer zugeschrieben werden. Diese beträgt bei maximaler Reizung etwa 0,002—0,003 Sekunden (Bernstein).

c. Die mechanische Reizung des Nerven.

Allerlei mechanische Eingriffe, welcher Art sie auch sein mögen, wirken erregend auf die Nerven ein, vorausgesetzt dass sie genügend plötzlich stattfinden.

Zur mechanischen Reizung des Nerven benutzt man einen leichten Hebel, welcher von verschiedener Höhe auf den auf einer festen Unterlage ruhenden Nerven herabfällt.

Das Hauptinteresse der mechanischen Reizung an und für sich knüpft sich daran, dass es mittelst derselben möglich ist, den Reiz seiner absoluten Grösse nach zu bestimmen (vgl. I, S. 49).

Wenn der Nerv einem langsam ansteigenden Druck oder einer in derselben Weise stattfindenden Dehnung ausgesetzt wird, so wird seine Erregbarkeit anfangs erhöht, um bei noch weiterer Zunahme des Druckes bezw. der Dehnung wieder abzunehmen. Von einer gewissen Grenze an hebt ein auf dem Nerven lastender Druck sein Vermögen, eine Erregung zu leiten, ganz auf (vgl. II, S. 2).

Auch bei Nachlassen des Druckes soll nach Kühne und Üxkull eine Reizung des Nerven stattfinden.

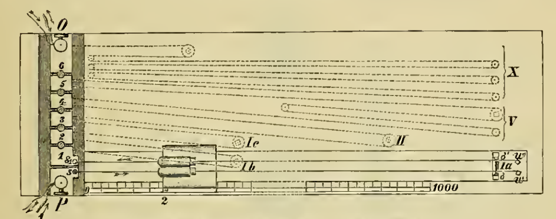
d. Die elektrische Reizung der Muskeln und der Nerven.

1. Zur Methodik. Diejenigen elektrischen Reize, deren Einwirkung auf die Nerven und Muskeln am genauesten untersucht ist, sind der konstante Strom und die Induktionsströme.

Die Stärke eines konstanten Stromes wird in der Regel nach dem Prinzip der Nebenschliessung durch das Rheokord abgestuft (du Bois-Reymond). Dieses Instrument besteht (Fig. 6) aus einem umgestürzten Kasten, auf dessen Boden, der einen Seite entlang, zwei dünne Platindrähte (b) einerseits an den Metallklötzen s und s_1, andererseits an den Wirbeln w und w_1 befestigt sind. Unter diesen Drähten läuft ein Messingschlitten, der zwei mit Quecksilber gefüllte Röhren von poliertem Stahl trägt, durch welche die Platindrähte hindurchgehen. Diese Stahlcylinder bilden zwischen den beiden sonst überall isolierten Drähten eine gut leitende Verbindung. Der eine Platindraht steht durch den Klotz s mit der Klemmschraube P in Verbindung; der andere ist durch die Klötze s_1, 1, 2, 3, 4 u. s. w. mit der Klemmschraube Q verbunden. Durch Leitungsdrähte wird die Batterie mit diesen beiden Klemmschrauben verbunden; von denselben gehen andererseits die Leitungsdrähte aus, welche nach den Reizelektroden verlaufen. Wenn nun der Strom bei P anlangt, spaltet er sich dort in zwei Zweige, durch den Nerven und durch das Rheokord, welche sich bei Q wieder zu einer Leitung vereinigen. In den

einzelnen Zweigen verhalten sich die Stromstärken umgekehrt wie ihre Widerstände. Wenn also der Rheokordläufer ganz nahe an den Klötzen $s.s_1$ steht, so ist der Widerstand in der Nebenschliessung im Rheokord am geringsten, und der durch den Nerven gehende Stromzweig ist daher so schwach als möglich. Je weiter der Schlitten von diesem Stand entfernt wird, um so grösser wird der Widerstand in der Nebenleitung und um so stärker der durch den Nerven gehende Stromzweig. Der Widerstand in der Nebenleitung kann noch weit mehr vergrössert werden, als dies durch die Entfernung des Schlittens stattfinden kann. Von s_1 bis zu der Klemme Q besteht die Leitung aus sechs voneinander isolierten Metallklötzen. Wenn in der Nebenleitung nur die beiden Platindrähte eingeschaltet werden sollen, so werden diese Klötze durch gut leitende metallene Stöpsel verbunden. Ausser durch diese Stöpsel stehen die Klötze aber noch durch zickzackförmig an der inneren Fläche des Kastenbodens aufgespannte Drähte in leitender Verbindung. Bei Herausnahme der Stöpsel wird also der Stromzweig durch diese Drähte gehen müssen und infolgedessen der Widerstand der Nebenleitung mehr vergrössert als dies durch die Platindrähte b allein bewirkt werden kann.

Um den elektrischen Strom dem Nerven oder dem Muskel zuzuführen, sowie um die in tierischen Geweben kreisenden elektrischen Ströme zum Galvanometer abzuleiten, benutzt man überall, wo dies nur thunlich ist, sogen. unpolarisierbare Elektroden. Elektroden aus Metall, z. B. aus Platin, sind bei den hierhergehörigen Versuchen nicht



Figur 6. Rheokord nach du Bois-Reymond.

zweckmässig, teils weil es sehr schwierig ist, zwei Metallstücke zu erhalten, die keine Potentialdifferenz darbieten, teils weil die Berührung der Metallstücke mit den tierischen Geweben ausserordentlich leicht eine Potentialdifferenz hervorruft. Hierdurch würden die Nerven u. s. w. von einem, den Elektroden entstammenden Strom durchströmt werden, welcher allerdings in vielen Fällen keine Bedeutung hätte, nicht selten aber bei vielerlei Untersuchungen, vor allem bei der Bestimmung der absoluten Grösse der in den Nerven u. s. w. stattfindenden Potentialdifferenz, einen störenden Einfluss ausüben könnte. Hierzu kommt noch, dass bei Anwendung von metallenen Elektroden während der Dauer des Stromschlusses zwischen den Elektroden und den tierischen Geweben eine Polarisation entsteht, welche unter Umständen sehr stark wird und die Ergebnisse in erheblichem Grade trübt.

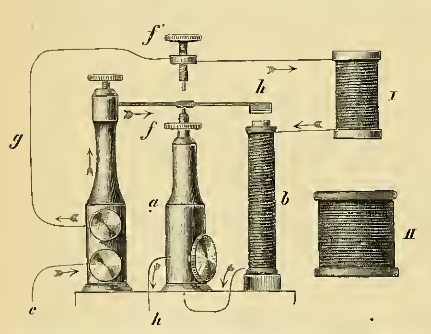
Die Entdeckung von Jules Regnauld, dass Zink in einer koncentrierten Lösung von Zinksulphat keine Polarisation giebt, war daher von einer sehr grossen Bedeutung für die Entwicklung der Methodik der allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. Die Lösung darf aber mit den tierischen Geweben nicht in Berührung kommen, denn diese werden durch eine so koncentrierte Flüssigkeit vollkommen zerstört. Der Strom wird daher dem Gewebe durch Modellierthon zugeführt, welcher mit 0.6 proc. Kochsalzlösung zu einer plastischen, nur sehr wenig polarisierbaren Masse geknetet ist. Der passend geformte Thon verschmiert ein Glasröhrchen wasserdicht. In dieses Röhrchen wird die Zinksulphatlösung hineingebracht und in die Lösung das gut verquickte Zinkblech, das mit der Elektricitätsquelle verbunden ist, hineingetaucht. Wenn es gilt, die Reizung oder die Ableitung zum Galvanometer sehr scharf zu lokalisieren, wird

das Gewebe mittelst in 0.6 proc. Kochsalzlösung getauchter wollener Fäden (Seilelektroden) mit dem Modellierthon der unpolarisierbaren Elektroden verbunden.

Betreffend die Induktionsapparate sei hier auf die Lehrbücher der Physik hingewiesen.

Da die Stärke des inducierten Stromes wesentlich von der Plötzlichkeit abhängt, mit welcher der primäre Strom geschlossen und geöffnet wird, ist es sehr wichtig, dass die Schliessung und Öffnung mit möglichster Gleichmässigkeit erfolgen. Zu diesem Zwecke hat man mehrere verschiedene Unterbrecher konstruiert, welche hier jedoch nicht beschrieben werden können.

Bei vielen Untersuchungen ist es notwendig, die Reize sehr schnell nacheinander folgen zu lassen. Am häufigsten wird der am Induktorium selbst befestigte sogen. WAGNER'sche Hammer dazu benutzt (Fig. 7). Der Strom tritt bei *c* ein, geht durch die mit einem Anker versehene Feder *h* und die Schraube *f'* zu der primären Rolle *I*, und von dort durch den Elektromagneten *b* zurück nach der Batterie. Wenn der Strom bei *f'* geschlossen wird, wird *b* magnetisch und zieht die Feder *h* an; der Strom wird dadurch geöffnet, die jetzt vom Elektromagneten losgelassene Feder schliesst den Kontakt bei *f'* wieder u. s. w. Die Zahl der solcherart pro Sekunde erhaltenen Unterbrechungen kann durch Verstellung der Schraube variiert werden.



Figur 7. Vorrichtung, um den primären Strom automatisch und schnell nacheinander zu unterbrechen (Wagner'scher Hammer).

Diese Vorrichtung ist allerdings sehr bequem, die Stärke der dadurch erhaltenen Induktionsschläge aber nicht sonderlich gleichmässig. Es hat sich deshalb besonders LUDWIG darum bemüht, einen Unterbrecher zu konstruieren, welcher gestattet, die Zahl der Unterbrechungen innerhalb der bei physiologischen Versuchen einzuhaltenden Grenzen zu variieren und dabei zugleich die einzelnen Reize ganz gleichmässig zu erhalten. Auf die Beschreibung dieser ziemlich verwickelten Apparate müssen wir jedoch hier verzichten.

Es erübrigt uns noch, einen bei der Reizung mit Induktionsströmen nicht selten hervortretenden Übelstand, nämlich die unipolären Wirkungen, hier kurz zu erwähnen.

Steht der Nerv eines Nerv-Muskelpräparates mit dem einen Ende eines offenen Induktionskreises in Verbindung, und wird entweder der Muskel oder das andere Ende des Kreises nach dem Erdboden hin abgeleitet, so findet jedesmal eine Zuckung statt, wenn der primäre Stromkreis geschlossen oder geöffnet wird. Im Augenblick der Öffnung oder Schliessung des primären Stromkreises stellt ein offener Induktionskreis eine offene Säule dar, an deren Enden sich freie Elektricität befindet. Verbindet man das eine oder beide Enden der sekundären Rolle mit der Erde, so strömt die freie Elektricität dorthin, und durchströmt sie auf ihrem Wege einen Nerven, so wird dieser dadurch erregt.

Dieselben unipolären Wirkungen entstehen auch dann, wenn die beiden Enden der Induktionsrolle durch einen Leiter miteinander verbunden sind, sobald dieser Leiter einen sehr grossen Widerstand darbietet. In diesem Fall geht ein Teil der freien Elektricität, statt den Weg durch den Leiter zu nehmen, direkt zur Erde und reizt ganz wie bei dem soeben erwähnten Fall weit entfernte Gewebe. — Um die unipolären Wirkungen hervortreten zu lassen, ist die Ableitung zur Erde aber durchaus nicht notwendig. Hierzu genügt schon, dass das eine Ende des offenen oder unvollständig

geschlossenen Induktionskreises mit einem Leiter von grosser Oberfläche leitend verbunden ist. Hier strömt die Elektricität zum Leiter hinüber, weil sie sich hier mit geringerer Dichte ausbreiten kann. Findet sich nun zwischen dem Induktionskreis und dem Leiter ein Nerv, so wird dieser gereizt. Dies ist z. B. bei Versuchen an lebenden Tieren der Fall; hier stellt der ganze Tierkörper den Leiter von grosser Oberfläche dar.

Es ist leicht zu verstehen, wie durch diese unipolären Wirkungen sehr bedeutende Schwierigkeiten, besonders bei Versuchen an lebenden Tieren entstehen können. Wie sie zu vermeiden sind, darüber siehe die Lehrbücher der physiologischen Technik.

Auch in einer anderen Beziehung erfordert die elektrische Reizung besondere Vorsicht. Gesetzt wir bringen an die Oberfläche eines Leiters die beiden Pole *a* und *b* eines elektrischen Stromes. Dann geht nicht die ganze Elektricitätsmenge den geraden Weg von *a* nach *b*, sondern es breiten sich mehr oder weniger bedeutende Stromzweige über den Leiter aus. Wenn es nun gilt, bei einem lebenden Tier den Nerven zu reizen, so können sich solche Stromschleifen auf andere Nerven erstrecken und solcherart zu ganz fehlerhaften Ergebnissen führen. Die Stromschleifen können durch eine sorgfältige Isolierung der Elektroden von dem Körper (z. B. durch eine untergeschobene Kautschukplatte oder durch Aufheben des Nerven in die Luft) vermieden werden.

2. Das allgemeine Gesetz der elektrischen Reizung. Alle diejenigen Einwirkungen, welche ein elektrischer Strom auf einen von ihm durchflossenen Leiter ausübt, sind von seiner Stärke auf die Einheit des Querschnittes, d. h. von seiner Dichte abhängig. Bei einem und demselben Leiter ist natürlich die Dichte direkt proportional zur Stromstärke.

Wenn ein elektrischer Strom einen Nerven oder einen Muskel senkrecht gegen dessen Längenaxe durchströmt, so scheint er keine Erregung hervorrufen zu können. Da man nun weiss, dass bei den Nerven und den Muskeln der elektrische Leitungswiderstand in der Querrichtung beträchtlich grösser als in der Längsrichtung ist[1]), so könnte man glauben, dass die Unerregbarkeit bei querer Durchströmung von dem grösseren Widerstand bedingt sei. Eine nähere Prüfung der hierbei obwaltenden Verhältnisse hat indessen gezeigt, dass diese Deutung nicht richtig ist, sondern dass der Nerv und der Muskel in der That nicht durch quergehende Ströme erregt werden können.

Im Jahre 1843 stellte du Bois-Reymond, gestützt auf die Erfahrungen hinsichtlich der elektrischen Reizung der motorischen Nerven, das folgende allgemeine Gesetz der elektrischen Reizung auf: der elektrische Strom wirkt nicht erregend durch seine absolute Dichte, sondern durch die Veränderung derselben von einem Augenblick zum anderen, und zwar ist die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Grösse vor sich gehen, oder je grösser sie in der Zeiteinheit sind. Die bei der Zunahme der Stromdichte auftretende Zuckung heisst Schliessungszuckung, die durch Abnahme der Stromdichte ausgelöste: Oeffnungszuckung.

Dieses Gesetz wurde vor allem durch die Thatsache bewiesen, dass ein durch den Nerven gehender Strom, dessen Stärke nur sehr allmählich gesteigert wird, hohe Werte erreichen kann, ohne eine Muskelzuckung hervorzurufen, während ein viel schwächerer Strom, wenn er plötzlich geschlossen wird, eine maximale Erregung hervorruft. Und auf

[1]) Der Widerstand des Nerven und des Muskels ist auch in der Längsrichtung sehr gross, nämlich etwa $2^1/_2$ millionenmal so gross wie der des Quecksilbers.

der anderen Seite kann ein starker Strom, wenn seine Stärke sehr allmählich geschwächt wird, bis auf Null abnehmen, ohne eine Erregung hervorzurufen, während die plötzliche Öffnung desselben oder eines viel schwächeren Stromes von einer starken Zuckung begleitet wird.

Wie oben bemerkt (I, S. 56), hielt man sich für berechtigt, dieses ursprünglich nur für die motorischen Nerven aufgestellte Gesetz auf die Muskeln und überhaupt auf die irritablen Gewebe zu übertragen. Die fortgesetzten Untersuchungen haben indessen ergeben, dass dasselbe keine solche allgemeine Gültigkeit beanspruchen kann, sowie dass es in seiner ganzen Strenge sogar nicht für die motorischen Nerven vollkommen zutrifft.

Unter Umständen findet man nämlich, dass ein durch einen motorischen Nerven geleiteter konstanter Strom nicht allein im Moment der Schliessung, sondern während der ganzen Dauer erregend wirkt. Dieses findet z. B. bei Froschnerven statt, wenn diese Fröschen entstammen, die eine längere Zeit bei einer Temperatur von unter 10° C. aufbewahrt gewesen sind (v. Frey), sowie, bei nicht zu schwachen Strömen, in der Regel bei den Nerven der warmblütigen Tiere. — Wenn ein konstanter Strom lange genug durch den Nerven geströmt ist, so tritt nicht selten statt der einfachen Öffnungszuckung eine Dauerkontraktion, ein sogen. Tetanus (Ritter's Öffnungstetanus) auf.

Wenn ein konstanter Strom durch einen centripetalen Nerven geleitet wird, so hat man die ganze Zeit eine Empfindung davon. Dies könnte allerdings von der Reizung peripherer Endorgane bedingt sein, es hat sich aber herausgestellt, dass auch dann, wenn diese ganz ausgeschlossen sind, dieselbe Wirkung zu bemerken ist (Grützner, Langendorff, Biedermann).

Beim quergestreiften Muskel ist die dauernde Erregung des konstanten Stromes noch deutlicher ausgeprägt. Nach Ablauf der Schliessungszuckung erreicht der Muskel nicht sofort seine natürliche Länge, sondern es bleibt ein grösserer oder geringerer Grad von Verkürzung bestehen, der sich erst im Moment der Öffnung des Stromes rasch und plötzlich ausgleicht, wenn nämlich dann keine Öffnungszuckung erscheint (Wundt). Wenn die Reizung sehr schwach ist, so ist die Erregung nur eine lokale oder verbreitet sich nur über einen beschränkten Abschnitt des Muskels.

Bei den glatten Muskeln und bei vielen Protisten sind die Dauerwirkungen die einzigen, die überhaupt als das Resultat der elektrischen Reizung entstehen.

Es giebt also so zahlreiche Ausnahmen von dem oben erwähnten Gesetz der Erregung, dass es in seiner ursprünglichen Fassung nicht mehr als ein allgemeines Gesetz gelten kann. Jedenfalls ist aber zu bemerken, dass wenigstens den Muskel betreffend die Fortpflanzung der Erregung auf längere Strecken nur dann stattzufinden scheint, wenn die Veränderungen an der Stelle der direkten Reizung plötzlich einen entsprechend hohen Grad erreichen. Auch hängen die Wirkungen der elektrischen Reizung wesentlich von der Beschaffenheit des irritablen Gewebes ab und zwar so, dass die sichtbaren Erscheinungen der Dauererregung um so mehr zurücktreten, die erregenden Wirkungen der Stromschwankugen sich um so mehr geltend machen, je rascher beweglich die reizbare Substanz ist (Biedermann).

In Bezug auf die reizenden Wirkungen des elektrischen Stromes haben wir noch den zeitlichen Verlauf desselben zu berücksichtigen. Für

alle irritablen Gewebe gilt, dass die Schliessungsdauer des Stromes nicht zu kurz sein darf, wenn eine Erregung ausgelöst werden soll. Je mehr ceteris paribus die Schliessungsdauer verkürzt wird, um so geringer wird die Wirkung, bis sie endlich ganz ausbleibt. Die Länge der zur maximalen Wirkung notwendigen Schliessungsdauer ist vor allem von der Stromstärke und Art des irritablen Gewebes abhängig. Je grösser die Stromstärke, um so geringer kann die zur Erzielung einer maximalen Wirkung notwendige Schliessungsdauer sein.

Ein konstanter Strom mittlerer Stärke braucht, um bei Reizung der motorischen Nerven seine maximale Wirkung zu entfalten, eine Schliessungsdauer von etwa 0.017 Sekunden (J. König); wenn die Schliessungsdauer kürzer als 0.002 Sekunden wird, hören die Zuckungen ganz auf.

Die Induktionsströme haben eine noch kürzere Dauer; sie sind dessen ungeachtet die kräftigsten Reize für den Nerven, was sie ihrer grossen Spannung verdanken.

Auch die Art der irritablen Gewebe spielt bezüglich der Einwirkung der Schliessungsdauer eine sehr bedeutende Rolle: je langsamer dieselben reagieren, um so länger muss die Reizdauer sein, um eine sichtbare Wirkung hervorzurufen.

Ein einzelner Öffnungsinduktionsschlag, der für den Nerven einen so kräftigen Reiz darstellt, vermag es nur schwierig, die sehr trägen glatten Muskeln in Thätigkeit zu versetzen. Bei gewissen Stadien der Entartung zeigen die Skelettmuskeln gegen kurzdauernde Ströme eine sehr verminderte oder gänzlich aufgehobene Empfindlichkeit, während ihre Erregbarkeit für den konstanten Strom völlig erhalten, ja sogar gesteigert ist (Erb). Bei den sich schnell kontrahierenden Froschmuskeln ist bei Reizung vom Nerven aus der schneller verlaufende Öffnungsinduktionsstrom ein stärkerer Reiz als der langsamer verlaufende Schliessungsinduktionsstrom. Das Nervmuskelpräparat der Kröte, deren Kontraktionsverlauf viel langsamer ist, verhält sich ganz entgegengesetzt.

In einem nahen Zusammenhange mit der eben erwähnten Frage steht die von dem Einfluss der Steilheit der zur Reizung angewandten Stromschwankungen. Bei den bis jetzt besprochenen Versuchen ist der Strom in seiner vollen Stärke plötzlich geschlossen worden. Man kann aber den Versuch auch so einrichten, dass der Strom erst innerhalb einer genau gemessenen Zeit seinen vollen Wert erreicht, wie z. B. wenn der Läufer des Rheokordes mit einer gewissen Geschwindigkeit von seiner Nulllage auswärts bewegt wird. Besondere Apparate, welche von v. Fleischl und v. Kries angegeben sind, gestatten es, diese Stromschwankungen direkt proportional zur Zeit zu machen; bei diesen „Zeitreizen“ nimmt also der durch den Nerven gehende Stromzweig in jedem Zeitdifferential um dieselbe Grösse zu. Unter solchen Umständen verlaufen die Zuckungen merklich gedehnter, und die Nerven und Muskeln können in einen viel längeren Erregungszustand versetzt werden als durch die momentanen Reize (v. Kries). Dieses Verhalten spielt, wie wir später sehen werden, eine grosse Rolle bei der theoretischen Deutung der willkürlichen Muskelkontraktion.

Da auch der Induktionsstrom einen aufsteigenden und einen absteigenden Teil hat, liegt die Frage nahe, inwiefern hier das Verschwinden des Stromes wie beim konstanten Strom reizend wirken kann. Dies scheint in der That der Fall zu sein. Wenn man nämlich einen Nerven mit immer zunehmender Stärke des Induktionsstromes reizt, so kommt man bald zu einer Reizstärke, bei welcher die Zuckungen maximal sind, d. h. die fortgesetzte Steigerung der Stromstärke hat zunächst keine Zunahme der Zuckungshöhe mehr zur Folge. Setzt man aber die Reizung mit immer zunehmender Stärke ruhig fort, so beobachtet man, wie die Muskelzuckungen plötzlich eine neue Zunahme darbieten (Fick). Diese „übermaximalen Zuckungen“ ver-

danken ihr Entstehen gerade der beim Verschwinden des Induktionsstromes entstehenden Reizung. Die durch diese Reizung ausgelöste Zuckung tritt aber so schnell nach der beim Entstehen des Induktionsstromes hervorgerufenen auf, dass der Muskel nicht vorher die Zeit hat zu erschlaffen, und die Wirkung des zweiten Reizes macht sich daher nur in der Weise geltend, dass er den Muskel zu einer summierten Kontraktion anspornt (vgl. S. 24).

3. Das Zuckungsgesetz. Nachdem man angefangen hatte, die erregenden Wirkungen des konstanten elektrischen Stromes auf den Nerven näher zu studieren, stellte es sich bald heraus, dass diese nicht allein von der Stärke, sondern auch von der Richtung des Stromes wesentlich abhingen. Man fasst die hierbei auftretenden Eigentümlichkeiten als Zuckungsgesetz zusammen. Wenn der Strom schwach ist, so ruft er überhaupt nur bei seiner Schliessung eine Zuckung hervor, gleichgültig in welcher Richtung er durch den Nerven strömt. Wird die Stromstärke gesteigert (mittelstarker Strom), so erscheinen Zuckungen auch bei der Öffnung des Stromes, und die Öffnungszuckungen stellen sich unabhängig von der Stromrichtung ein, jedoch lange nicht immer bei einer und derselben Stromstärke. Wird die Stromstärke noch mehr gesteigert (starker Strom), so findet man, dass beim aufsteigenden Strome die Schliessungszuckung allmählich immer kleiner wird, bis sie endlich verschwindet, während die Öffnungszuckung ihre maximale Grösse behält. Bei absteigendem Strom dagegen verbleiben die Schliessungszuckungen maximal, wie hoch auch die Stromstärke gesteigert wird; dagegen nimmt die Öffnungszuckung bei zunehmender Stromstärke immer mehr, nicht selten bis auf Null ab. Doch findet dies durchaus nicht bei derjenigen Stromstärke statt, bei welcher die Schliessungszuckung beim aufsteigenden Strom verschwindet. Zuweilen verschwindet die Öffnungszuckung bei absteigendem Strom gar nicht, sondern erhält sich auf einem gewissen minimalen Werte.

Diese Erfahrungen lassen sich in folgendes Schema als Pflüger's Zuckungsgesetz zusammenfassen.

Stromstärke		Aufsteigender Strom	Absteigender Strom
Schwach	Schliessung	Zuckung	Zuckung
	Öffnung	Ruhe	Ruhe
Mittelstark	Schliessung	Zuckung	Zuckung
	Öffnung	Zuckung	Zuckung
Stark	Schliessung	Ruhe	Zuckung
	Öffnung	Zuckung	Ruhe oder schwache Zuckung.

Wenn wir hier von einem schwachen, mittelstarken und starken Strom sprechen, so wollen wir in Bezug auf die absolute Stärke des Stromes gar nichts damit sagen, sondern nur die Art und Weise bezeichnen, in welcher das vorhandene Nerv-Muskelpräparat bei Veränderungen der Stromstärke reagiert.

Die Eigentümlichkeiten, welche im Zuckungsgesetz ihren Ausdruck finden, sind davon bedingt, dass der konstante Strom nicht auf die ganze intrapolare Strecke erregend wirkt, sondern es geht vielmehr

die Erregung bei der Schliessung des Stromes von der Kathode und bei der Öffnung des Stromes von der Anode aus (PFLÜGER).

Dieses *polare Erregungsgesetz* geht aus folgenden Erfahrungen hervor. Wenn man bei Reizung mittelst eines konstanten Stromes die Elektroden möglichst weit voneinander auf den Nerven legt und sowohl bei aufsteigendem, als bei absteigendem Strom die Latenzdauer der Schliessungszuckung in der schon besprochenen Weise bestimmt, so findet man, dass die Latenzdauer beim absteigenden Strome kürzer als beim aufsteigenden Strom ist (v. BEZOLD). Dies erklärt sich daraus, dass die Kathode beim absteigenden Strom dem Muskel näher ist, als beim aufsteigenden Strome: die von der Kathode ausgehende Erregung hat also in jenem Falle eine kürzere Nervenstrecke als in diesem zu durchlaufen. Wenn man aus den betreffenden Zeitbestimmungen die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung berechnet, so stellt sich diese beträchtlich geringer, als wenn sie in der früher dargestellten Weise durch Reizung des Nerven mit Induktionsströmen oben und unten bestimmt wird. Die Erregung bei einem aufsteigenden Strom erfährt also bei ihrer Fortpflanzung durch den Nerven irgend welche Hemmung. *Diese Hemmung liegt an der Anode* und schwankt hinsichtlich ihrer Stärke beträchtlich, je nach der Stärke des erregenden Stromes. Wenn der Strom stark oder mittelstark ist, so ist die bei der Schliessung des Stromes an der Kathode stattfindende Erregung stärker als die Hemmung an der Anode. Bei starken Strömen wird aber die Hemmung an der Anode stärker als die Erregung an der Kathode.

In entsprechender Weise zeigt es sich bei der Öffnung des Stromes, dass die Erregung von der Anode ausgeht, *während bei der Kathode eine Hemmung stattfindet.*

Die *Öffnungszuckung* steht hinsichtlich der Bedingungen ihres Auftretens in einer sehr nahen Übereinstimmung mit dem durch den konstanten Strom in den Nerven hervorgerufenen Polarisationsstrom. Wenn ein elektrischer Strom durch einen Nerven geht, ruft er in diesem einen in entgegengesetzter Richtung gehenden Strom, den Polarisationsstrom, hervor, welcher, sobald jener Strom geöffnet wird, in seiner vollen Stärke erscheint. Alles, was den Polarisationsstrom verstärkt, begünstigt auch das Auftreten der Öffnungszuckung. Wie jener so ist auch die Öffnungszuckung von der Schliessungsdauer abhängig und zwar in der Weise, dass sie bei einer und derselben Stromstärke um so leichter erscheint, je länger der Strom geschlossen gewesen ist. Wenn ein konstanter Strom in regelmässigem Rhythmus geschlossen und geöffnet wird, so werden die Öffnungszuckungen, wie auch der Polarisationsstrom allmählich immer grösser (vgl. Fig. 8). Da nun die Kathode des Polarisationsstromes mit der Anode des reizenden

Figur 8. Schliessungs- und Öffnungszuckungen. Von rechts nach links zu lesen. Die untere Kurve markiert die Zeit des Stromschlusses, und zwar wird der Strom beim Hinuntergehen der Kurve geschlossen. Aus der Kurve ist unter anderem ersichtlich wie die Öffnungszuckungen hinsichtlich ihres Hervortretens und ihrer Grösse durch die Dauer des Stromschlusses beeinflusst werden.

Stromes zusammenfällt, hat man die Ansicht ausgesprochen, dass die Öffnungszuckung nichts anderes sei als eine durch den Polarisationsstrom hervorgerufene Schliessungszuckung. Gegen diese Ansicht lässt sich indessen unter anderm einwenden, dass eine Öffnungszuckung auch in dem Falle erscheinen kann, wenn der reizende Strom nicht auf Null, sondern auf einen endlichen Wert herabsinkt. Hier ist es in der That schwierig sich vorzustellen, dass die Öffnungserregung durch den Polarisationsstrom hervorgerufen worden wäre.

Das polare Gesetz der Erregung wurde von Pflüger hauptsächlich auf Grund der von einem konstanten Strom in den Nerven bewirkten Erregbarkeitsveränderungen abstrahiert. Die Erregbarkeit eines Nerven, der von einem konstanten Strom durchflossen ist, verändert sich nämlich in folgender Weise: Während des Stromschlusses ist die Erregbarkeit des Nerven erhöht an beiden Seiten der Kathode und herabgesetzt an beiden Seiten der Anode (vgl. Fig. 9 A u. B). In der intrapolaren Strecke findet sich ein Indifferenzpunkt, wo die Erregbarkeit des Nerven unverändert ist. Mit zunehmender Stärke des konstanten Stromes wandert der Indifferenzpunkt von der Anode gegen die Kathode, und zu gleicher Zeit erstrecken sich die extrapolaren Erregbarkeitsveränderungen über immer grössere Abschnitte des Nerven.



Figur 9 A. Erregbarkeitsveränderungen in der Nähe des negativen Poles. Der Nerv wird in einem bestimmten Rhythmus mit unterminimaler Reizstärke gereizt. Wenn nun der konstante Strom geschlossen wird (bei der hohen Zuckung rechts), rufen die bisher unwirksamen Reize starke Zuckungen hervor, welche nach der Öffnung des Stromes wieder verschwinden. Von rechts nach links zu lesen.

Auch während der ersten Zeit nach der Öffnung des Stromes zeigen sich Erregbarkeitsveränderungen, diese sind aber denjenigen während des Stromschlusses gerade entgegengesetzt: also an der Kathode eine herabgesetzte, an der Anode eine erhöhte Erregbarkeit.

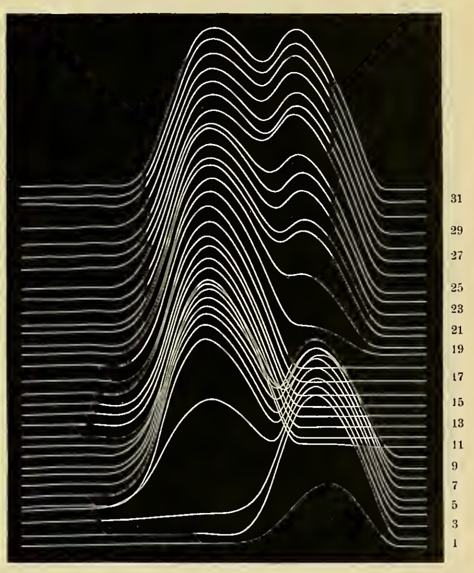


Figur 9 B. Erregbarkeitsveränderungen in der Nähe des positiven Poles. Die in einem bestimmten Rhythmus folgenden Reize rufen an und für sich die Zuckungen rechts und links hervor. In der Mitte der Kurve ist der konstante Strom geschlossen: da erscheinen keine Zuckungen. Von rechts nach links zu lesen.

Die Erregbarkeitsveränderungen können z. B. in folgender Weise untersucht werden: man reizt den Nerv mit einem Reiz von konstanter Stärke in bestimmtem Rhythmus, z. B. eine Reizung in der Sekunde, und registriert die dadurch ausgelösten Muskelzuckungen in gewöhnlicher Weise. Nun wird, während die Reizung in dem bestimmten Rhythmus fortgesetzt wird, der konstante Strom geschlossen: befindet sich die gereizte Stelle in der Nähe der Kathode, so werden die Zuckungen mit einem Mal grösser; liegt sie in der Nähe der Anode, so nehmen die Zuckungen mehr oder weniger ab, oder sie verschwinden vollständig (vgl. Fig. 9 A u. B). Wird der Strom geöffnet, so werden bei Reizung an der Kathode die Zuckungen kleiner, bei Reizung an der Anode dagegen grösser.

Angesichts dieser Thatsachen bietet die Erklärung des Zuckungsgesetzes keine Schwierigkeiten mehr dar. Schwache Ströme rufen nur eine Schliessungszuckung

hervor, diese erscheint aber bei jeder Richtung des Stromes. Die Hemmung an der Anode ist schwächer als die Erregung an der Kathode, daher überwindet letztere bei aufsteigendem Strom die anodische Hemmung. Die von ihnen in den Nerven hervorgerufenen Veränderungen, welche die Öffnungserregung bewirken, sind aber noch zu schwach, um eine Öffnungszuckung hervorzurufen. — Bei den mittelstarken Strömen begegnen wir zwischen der Erregung an der Kathode und der Hemmung an der Anode derselben gegenseitigen Relation als bei den schwachen Strömen. Dagegen ist die Öffnungserregung stärker geworden, so dass nun auch Öffnungszuckungen erscheinen. — Die starken Ströme sind vor allem dadurch gekennzeichnet, dass während des Stromschlusses die anodische Hemmung stärker ist als die kathodische Erregung, und umgekehrt beim Öffnen des Stromes. Infolgedessen kann beim aufsteigenden Strome die an der Kathode ausgelöste Erregung die Hemmung an der Anode nicht durchbrechen: die Schliessungszuckung fällt daher aus. Bei der Öffnung eines absteigenden Stromes findet ein ganz entsprechendes Verhalten statt — entweder bleibt die Öffnungszuckung aus, oder erscheint sie mehr oder weniger vermindert.



Figur 10. Reizung des Nerven mit aufsteigenden Schliessungs- und absteigenden Öffnungsinduktionsströmen und von unten nach oben zunehmender Stärke. Von rechts nach links zu lesen. Die erste Zuckung in jedem Paare ist durch den aufsteigenden Schliessungsinduktionsstrom, die zweite durch den absteigenden Öffnungsinduktionsstrom erhalten. In der Reihe der letzteren findet sich keine Lücke.

Für die Induktionsströme gelten ganz dieselben Gesetze als für den konstanten Strom. Auch sie reizen bei ihrem Entstehen an der Kathode und üben bei ihrer Anode eine Hemmung aus. Wenn sie genügend stark sind, so wirken sie, wie schon oben bemerkt (II, S. 15), auch bei ihrem Verschwinden reizend, und zwar geht dabei die Erregung von der Anode aus.

Die Thatsache, dass die Induktionsströme bei ihrer Anode eine Hemmung ausüben, wird durch folgende Erfahrungen nachgewiesen. Wenn man einen Nerven mit aufsteigenden Induktionsströmen reizt und zwar so, dass man, mit ganz schwachen beginnend, die Stärke der Reizung allmählich steigert (Fig. 10), so nimmt die Zuckungshöhe zuerst zu, dann aber ab, und bei einer gewissen Stromstärke bleibt der Muskel ruhend (Fig. 10: Zuckung 11—18). Wird die Reizstärke noch mehr erhöht, so treten wieder Zuckungen ein, die anfangs schwach sind (Zuckung 19, 20), allmählich aber immer stärker werden, bis sie schliesslich übermaximal werden können. Bei zunehmender Stärke haben wir also in der Reihe der ausgelösten Zuckungen eine

Lücke (Fick). Diese, welche nur bei aufsteigenden Induktionsströmen beobachtet wird, stellt das Resultat einer Hemmung an der Anode des Induktionsstromes dar, und das Ausbleiben der Zuckungen ist also das vollständige Analagon der entsprechenden Erscheinung bei einem starken aufsteigenden konstanten Strom. Die nach der Lücke erscheinenden, allmählich an Grösse zunehmenden Zuckungen sind wesentlich durch die beim Verschwinden des Induktionsstromes stattfindende Reizung hervorgerufen und sind also als eine Art von Öffnungszuckungen aufzufassen. Eine nähere Erörterung ihrer Natur würde uns aber zu weit führen.

Auch an lebenden Menschen kann man die hier besprochenen Erscheinungen bei der elektrischen Reizung nachweisen. Bei einer derartigen Untersuchung bedient man sich der monopolären Reizmethode, da sie die einzige ist, welche die sonst drohenden Fehlerquellen vermeiden lässt.

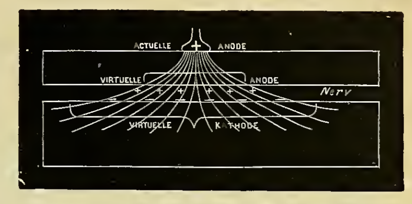


Figur 11. Schematische Darstellung der bei Applikation zweier Elektroden an einem Nerven sich ergebenden Stromesrichtungen. Nach Watteville.

Bei Versuchen an lebenden Menschen kann man natürlich nicht die Elektroden an dem Nerven selbst, sondern nur an der Haut anbringen; der Nerv wird erregt durch die Stromschlingen die ihn dann durchsetzen. Es ist ohne weiteres einleuchtend, dass die Dichte des durch den Nerven gehenden Stromzweiges um so grösser sein wird, je näher der gereizte Nerv an der Haut liegt, und bei Reizungsversuchen am Menschen, wie sie oft zu therapeutischem Zwecke ausgeführt werden, legt man in der That die Elektroden an solchen Hautstellen an, wo der betreffende Nerv möglichst nahe der Haut verläuft.

Im Nerven liegt natürlich die Anode da, wo der Strom in den Nerven hineintritt, die Kathode da, wo er aus ihm heraustritt. Wenn nun die beiden Pole des Stromes an der Haut über dem Nerven angelegt werden sollten, so würden fast an jeder Stelle der durchlaufenen Nervenstrecke Anoden und Kathoden vorhanden sein (vgl. Fig. 11), und durch einen solchen Versuch könnten selbstverständlich die an ausgeschnittenen Nerven gewonnenen Erfahrungen über die erregenden und erregbarkeitsverändernden Wirkungen des elektrischen Stromes am Menschen nicht geprüft werden. Statt dessen benutzt man die monopolare Methode. Nach dieser Versuchsweise leitet man den Strom nach dem Körper mittelst zweier Elektroden, von welchen die eine ziemlich gross (12 × 6 cm) ist, die andere klein, von etwa 0.5—2.0 cm Durchmesser. Die grosse Elektrode wird auf der Brust, die kleine Elektrode auf dem zu prüfenden motorischen Punkt angebracht. Gesetzt die grosse Elektrode sei die Anode: dann tritt der Strom mit einer verhältnismässig geringen Dichte in den Körper ein, breitet sich mit noch geringerer Dichte durch den ganzen Körper, um sich endlich mit grösserer Dichte an der Kathode zu sammeln. Da nun die Wirkungen des Stromes von dessen Dichte abhängig sind, so folgt, dass, bei Strömen mässiger Stärke, dieselben nur an der kleinen Elektrode erscheinen müssen, und wir haben daher die hier stattfindende Stromverzweigung zu berücksichtigen. Von den Stromfäden, welche von allen Teilen des Körpers dorthin

gelangen, gehen einige durch den Nerven. Die Kathode des Stromes im Nerven liegt dort, wo diese Stromfäden aus ihm heraustreten, und wenn die kleine Elektrode wie hier angenommen (Fig. 12) die Kathode ist, hat der Strom ceteris paribus die grösste mögliche Dichte. Wird die Stromrichtung verändert, so dass der Strom durch die kleine Elektrode dem Körper zugeführt wird, so bilden wie vorher die Stellen, wo die Stromfäden aus dem Nerven heraustreten, die Kathode; die Stromdichte ist aber jetzt geringer als im ersten Falle.



Figur 12. Schema zur Darstellung der Ein- und Austrittsstelle des Stromes in einem Nerven, welcher perkutan mit einer Elektrode erregt wird. Nach Watteville.

Unter Anwendung dieser Methode haben Waller und Watteville nachgewiesen, dass auch bei den Nerven des Menschen die durch den elektrischen Strom hervorgerufenen Erregbarkeitsveränderungen denselben Gesetzen folgen, die am ausgeschnittenen Froschnerven hervortreten.

Auch für den Muskel ist das polare Gesetz der Erregung und zwar sowohl bei konstanten als bei Induktionsströmen gültig (v. Bezold, Engelmann, Biedermann; vgl. auch II, S. 8).

e. Die Wirkung schnell nacheinander folgender Reize.

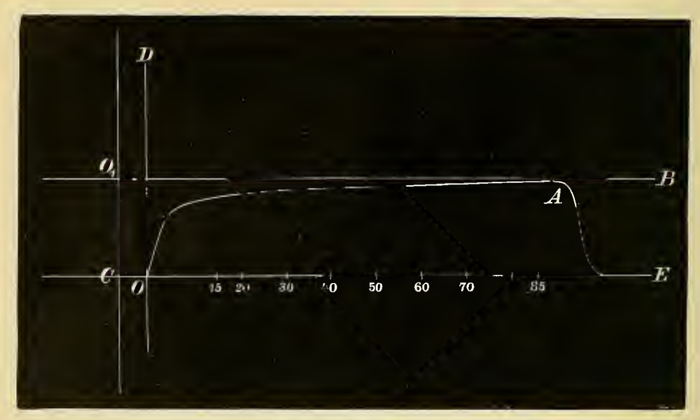
Wenn ein Nerv oder ein Muskel von wiederholten Reizen getroffen wird und die Reizfolge so schnell ist, dass die von einem vorhergehenden Reiz ausgelöste Thätigkeit noch nicht zu Ende ist, wenn der folgende Reiz wirksam wird, so summiert sich die Wirkung des zweiten Reizes zu der des ersten und die Kontraktion des Muskels wird jetzt grösser, als sie in der Regel durch einen einzigen Reiz werden kann.

Am leichtesten erhalten wir eine allgemeine Übersicht über die Summationserscheinungen, wenn wir das Verhalten eines Muskels bei verschiedener Frequenz der Reizung untersuchen. Figur 13 stellt den Kontraktionsverlauf eines Froschmuskels dar, welcher mit 27 Reizen pro Sekunde gereizt worden ist. Die Kurve ist, so lange die Reizung dauert, vollkommen kontinuierlich und zeigt keine singulären Punkte. Diese Kontraktionsform des Muskels heisst Tetanus und stellt, bei gewissen unermüdeten Muskeln wenigstens, eine gleichseitige zu den Asymptoten hingeführte Hyperbel dar (Bohr).

Der kontinuierliche Tetanus erscheint nur in dem Falle, wenn die Reize so schnell nacheinander folgen, dass ihr Intervall kürzer ist als die Dauer der Zuckung zu maximaler Verkürzung. Also ist die hierzu notwendige Frequenz, wie selbstverständlich, vor allem von dem zeitlichen Verlauf desselben Muskels bei Einzelreizung abhängig: je schneller die Einzelzuckung verläuft, um so frequenter muss die Reizung sein, um einen vollständigen Tetanus hervorzurufen. Dies geht z. B. aus dem Verhalten der vorwiegend aus roten oder weissen Fasern gebauten Muskeln warmblütiger Tiere sehr schön hervor. Der rote M. soleus des Kaninchens verfällt bei 10 Reizen pro Sekunde fast in vollkommenen Tetanus, während der weisse M. gastrocnemius med. mit einer deutlich hervortretenden, obgleich von einer gewissen Höhe oberhalb der Abscisse ausgehenden Einzelzuckung bei derselben Reizfrequenz reagiert. Eine Reizfrequenz von 6 pro Sekunde gestattet dem weissen Muskel fast vollkommene Wiederausdehnungen zur Ruhelage.

während der rote zitternd, hoch kontrahiert bleibt (RANVIER, KRONECKER u. STIRLING; vgl. Fig. 14).

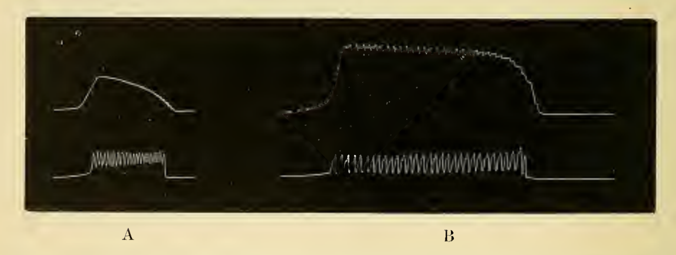
Alles, was den Zuckungsverlauf eines Muskels träger macht, setzt auch die zum Herstellen eines vollständigen Tetanus notwendige Reizfrequenz herab. So wird der er-



Figur 13. Tetanuskurve vom Froschgastrocnemius. Nach Bohr.

müdete Muskel, dessen Zuckungsverlauf träger ist als der des unermüdeten, bei geringerer Reizfrequenz als dieser in Tetanus versetzt; ebenso wird bei Zeitreizen (vgl. II, S. 15) Tetanus bei geringerer Frequenz als bei Momentanreizung erzielt; u. s. w.

Je mehr man von derjenigen Reizfrequenz herabgeht, bei welcher der Muskel gerade in Tetanus gerät, um so distinkter stellen sich die von jeder einzelnen Reizung hervor-



A B

Figur 14. Tetanuskurven der weissen (untere Linie) und der roten Muskeln (obere Linie) des Kaninchens. Nach Kronecker und Stirling. Von rechts nach links zu lesen. *A*, Reizintervall $^1/_{10}$ Sekunde. *B*, Reizintervall $^1/_6$ Sekunde.

gerufenen Kontraktionen dar, bis endlich, von einer gewissen Frequenz an, gar keine Summation mehr erfolgt, sondern die einzelnen Zuckungen isoliert für sich auftreten.

Wir haben also alle Übergänge zwischen den isolierten Einzelzuckungen und dem vollkommenen Tetanus. Schon darum liegt die Annahme sehr nahe, dass auch der Tetanus, trotz des kontinuierlichen Verlaufes seiner graphischen Aufzeichnung, in der That einen diskontinuierlichen Vorgang darstellt, was durch die dabei auftretenden elektrischen Stromvariationen vollends bewiesen wird (vgl. II, S. 27).

Wie aus der Genesis des Tetanus ersichtlich, ist die Verkürzung des Muskels dabei in der Regel grösser als diejenige, welche bei Einzelreizung mit derselben Reizstärke erzielt werden kann. Diese Regel ist jedoch nicht ohne Ausnahme gültig: der äusserst schwach belastete Muskel zieht sich bei Einzelreizung ebenso viel als bei tetanisierender Reizung zusammen (v. Frey).

Bedeutungsvoll für die Theorie des Tetanus ist ferner der Umstand, dass bei künstlicher Unterstützung des Muskels, d. h. wenn dieser die Belastung angreift erst nachdem er sich ziemlich viel verkürzt hat, die Verkürzung bei einzelner Reizung dieselbe Höhe als beim Tetanus erreicht (v. Frey). Man könnte daher sagen, dass der Muskel im Tetanus sich deshalb so vollkommen zusammenzieht, weil er sich gewissermassen selbst in sich unterstützt und trägt. Hierbei scheinen die trägen, aber kräftigen roten Muskelfasern vor allem bedeutungsvoll zu sein. Der Tetanus bleibt solange zitternd, als sich auf die Zusammenziehung der roten Muskelteile noch die Zuckungen der weissen aufsetzen können. Haben aber die roten Fasern sich bis auf ihren Höhepunkt verkürzt, so ist der Muskel im ganzen so kurz, dass die zupfenden Bewegungen der weissen Fasern kaum oder gar nicht mehr eine Diskontinuität in der Bewegung erzeugen können (Grützner).

Betreffend die Wirkung schnell aufeinander folgender Reize sei noch darauf aufmerksam gemacht, dass die Erregbarkeit des Nerven und Muskels durch eine vorhergegangene Reizung im allgemeinen erhöht wird, wenn nicht die Reizung zu stark ist oder zu lange gedauert hat, so dass sich die Ermüdungserscheinungen in einem höheren Grade geltend machen. Auch begegnet man nicht selten der Erscheinung, dass an und für sich unwirksame Reize wirksam werden, wenn sie nur in genügend schnellem Rhythmus wiederholt werden.

f. Die willkürliche Kontraktion.

Es erübrigt noch, die Natur der willkürlichen Kontraktion zu erörtern. Wenn wir die schnellende, zuckende Form der durch eine einzelne künstliche Reizung hervorgerufenen Muskelkontraktion mit dem langsameren und weicheren Verlauf der willkürlichen Zusammenziehung vergleichen, so liegt es sehr nahe, die letztere den durch wiederholte Reize erzielten Muskelkontraktionen an die Seite zu stellen. Wir besitzen auch weitere Erfahrungen, welche für diese Auffassung kräftig sprechen.

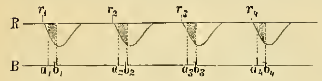
Die wichtigste hierher gehörige Beobachtung ist die, dass die willkürliche Muskelkontraktion sowie diejenigen Muskelkontraktionen, welche bei Strychninvergiftung und durch Reflexe erscheinen, ganz wie der Tetanus von Aktionsströmen begleitet sind, welche eine diskontinuierliche Erregung anzeigen (Lovén). Sehr bemerkenswert ist aber der Umstand, dass der Rhythmus dieser Aktionsströme bei den willkürlichen und anderen unter dem Einfluss des centralen Nervensystems ausgelösten Kontraktionen etwa um die Hälfte langsamer ist als die Reizungsfrequenz, welche bei künstlicher Reizung zur Erzielung eines vollkommenen Tetanus notwendig ist. Wenn dessen ungeachtet sich die willkürliche Kontraktion gewöhnlich als ganz kontinuierlich darstellt, so muss dies dadurch bedingt sein, dass die von den Centralorganen an die Muskeln abgegebenen Impulse einen etwas gedehnteren Verlauf haben als die gewöhnlichen Momentreize (Lovén), und wir wissen ja, dass ein Zeitreiz viel ausgedehntere und also zur Summation bei geringerer Reizfrequenz geeignetere Zuckungen hervorruft (vgl. II, S. 15).

Beim Menschen hat man in folgender Weise versucht, die Frequenz der vom centralen Nervensystem bei den willkürlichen Kontraktionen abgegebenen Impulse festzustellen. Wenn man durch eine kräftige Anstrengung einen Widerstand zu überwinden versucht, oder wenn man einen Muskel in willkürlicher Dauerkontraktion hält, so tritt in den kontrahierten Muskeln ein Zittern auf, welches allgemein als Ausdruck der einzelnen vom centralen Nervensystem ausgehenden Impulse aufgefasst wird. Bei einer sehr kräftigen Anstrengung würde die Regulation des Innervationsmechanismus in der Weise gestört werden, dass die Fusion der Einzelzuckungen dadurch beeinträchtigt würde. Es hat sich nun gezeigt, dass die Zahl derartiger Oscillationen beim Menschen pro Sekunde etwa zwischen 12—13 und 7—8 variiert (Lovén, v. Kries, Schäfer). Es giebt aber Beobachtungen, welche dafür sprechen, dass die Frequenz der Impulse auch bei einem und demselben Muskel variieren kann, dass also unser centrales Nervensystem über Reizkombinationen verfügt, in welchen die Einzelanstösse schneller oder langsamer folgen (v. Kries). Die stärksten Anstrengungen werden jedoch, wie es scheint, nur mit geringer Reizfrequenz (10—12 pro Sekunde) bewirkt.

§ 4. Die Thätigkeitserscheinungen des Nerven und des Muskels.

a. Die elektrischen Erscheinungen.

1. Der Aktionsstrom. Ich habe schon im II. Kapitel (I, S. 46) das allgemeine Gesetz der bei der Nerven- und Muskelthätigkeit auftretenden elektrischen Stromschwankung, des Aktionsstromes, dargestellt. Angesichts seiner grossen Bedeutung müssen wir ihn hier etwas näher besprechen.



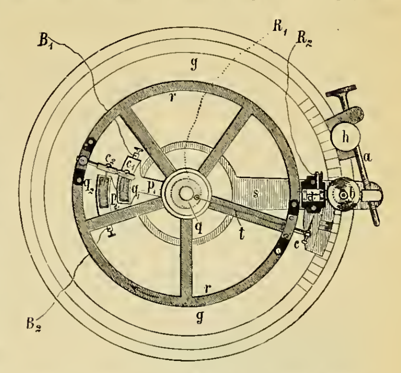
Figur 15. Schema der Rheotomversuche.

Um den zeitlichen Verlauf des Aktionsstromes zu untersuchen, benutzt man teils das Kapillarelektrometer, dessen Ausschläge in vielen Fällen photographisch registriert werden (vgl. I, S. 15), teils das repetierende Rheotom von Bernstein.

Angenommen wir haben eine elektrische Stromschwankung von der in Figur 15 graphisch dargestellten Form. Das Galvanometer ist an und für sich zu träge, um diese Form exakt wiederzugeben. Wenn wir aber den Versuch so anordnen, dass nur ein gewisser Abschnitt der Stromschwankung, z. B. derjenige zwischen a_1 und b_1 in Figur 15, auf das Galvanometer einwirkt, dies aber mehrmals nacheinander wiederholen, so erhalten wir durch den Ausschlag des Galvanometers Kenntnis von dem Umfang der Stromschwankung während dieses Abschnittes. Können wir nun in derselben Weise den Galvanometerausschlag für die Abschnitte $b_1—c_1$, $c_1—d_1$, $d_1—e_1$ u. s. w. feststellen, so ist es uns natürlich möglich, aus diesen Daten die Form der Stromschwankung zu bestimmen. Ein Apparat, der eine solche Untersuchung ermöglicht, muss also erlauben, in einem bestimmten Moment nach der Erzeugung der Stromschwankung und für eine genau bestimmte Zeit die Verbindung mit dem Galvanometer herzustellen. Da die Stromschwankung in den Muskeln und Nerven durch die Reizung ausgelöst wird, so besteht das hier zu erfüllende Postulat darin, den Galvanometerkreis einen bestimmten Moment nach der stattgefundenen Reizung und für eine bestimmte Zeit zu schliessen.

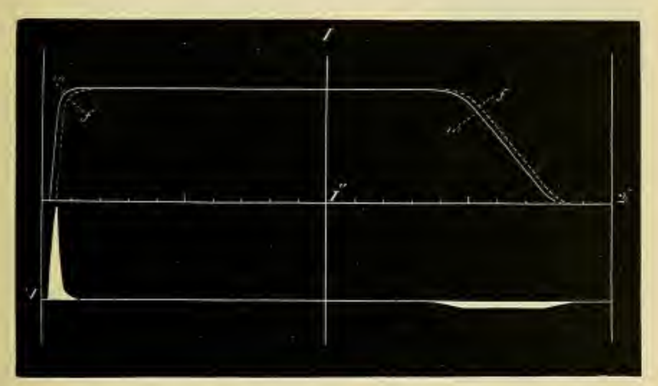
Das Rheotom von Bernstein (Fig. 16) besteht aus einem um eine senkrechte Axe sich drehenden Rad (*r*), welches an seiner Peripherie drei Metallspitzen trägt, von welchen eine (*c*) durch Schliessung und Öffnung des primären Stromes zu einem Induktionsapparat den Nervenreiz auslöst, während die zwei übrigen (c_1 c_2), von der ersteren isolierten, untereinander in leitender Verbindung stehenden Spitzen den Galvanometerschluss vermitteln. Letzterer wird dadurch erzielt, dass die Spitzen bei der Umdrehung

des Rades in zwei Quecksilbernäpfchen (q_1 q_2) tauchen, die ihrerseits mit dem Muskel und dem Galvanometer verbunden sind; diese Näpfchen sind gegeneinander verstellbar, wodurch die Dauer des Galvanometerschlusses innerhalb weiter Grenzen verändert werden kann. Wenn man nun das Rad mit einer gewissen Geschwindigkeit bewegt, so wird das Präparat bei jeder Umdrehung gereizt und die Leitung nach dem Galvanometer für eine gewisse Zeit geschlossen. Nehmen wir an, dass die beiden Kontakte so gestellt sind, dass der Galvanometerschluss im selben Moment als die Schliessung und Öffnung des inducierenden Stromes stattfindet, so stellt der Galvanometerausschlag den Anfangsteil der vom Reiz hervorgerufenen Stromschwankung dar. Um nun die Stromschwankung in verschiedenen Zeitabschnitten untersuchen zu können, sind die Kontakte gegeneinander verschiebbar, und man kann daher den Galvanometerschluss in verschiedenen Zeitabschnitten nach stattgefundener Reizung herstellen.



Figur 16. Bernstein's Rheotom von oben gesehen.

Eines der günstigsten Objekte für die Untersuchung der bei der Erregung stattfindenden Stromschwankung stellt das Herz der kaltblütigen Tiere wegen seines langsamen Kontraktionsverlaufes dar. Wenn an einem Froschherzen der Venensinus vom Vorhof

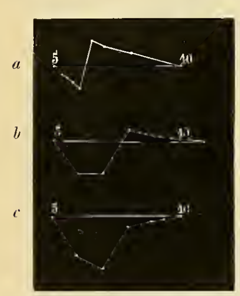


Figur 17. Schematische Darstellung der elektrischen Schwankung bei einer künstlich hervorgerufenen Herzkontraktion. Nach Burdon-Sanderson und Page. Von links nach rechts zu lesen. Die Kurven *m* und *f* repräsentieren die an den beiden Stellen stattfindenden elektromotorischen Veränderungen, und zwar bezieht sich *m* auf die obere, *f* auf die untere Stelle.

abgetrennt wird, so steht das Herz eine kürzere oder längere Zeit still, kann aber durch künstliche Reizung zur Thätigkeit gebracht werden. Unter Anwendung des Rheotomes wurde die Herzkammer eines solchen Herzens an ihrer Basis gereizt und mittelst zweier in 3 mm Entfernung voneinander

angelegten Elektroden nach dem Galvanometer abgeleitet (Burdon-Sanderson und Page). Figur 17 stellt das Ergebnis schematisch dar; in derselben bedeutet die erste vertikale Linie den Reizungsaugenblick, die zweite das Ende der ersten und die dritte das der zweiten Sekunde. Die weissen Felder bezeichnen die Galvanometerausschläge. Wir sehen, dass der Aktionsstrom hier zweiphasisch ist, und zwar ist bei der ersten Phase der obere der abgeleiteten Punkte negativ elektrisch gegen den unteren, von dem Reizungsorte entfernteren, während bei der zweiten Phase dieser gegen jenen negativ elektrisch ist.

Diese beiden Phasen des Aktionsstromes sind nur der Ausdruck des schon oben dargestellten Sachverhaltes (I, S. 46), dass jede erregte Stelle eines Muskels negativ elektrisch in Bezug auf eine ruhende Stelle ist. Da der Reiz an der Kammerbasis angebracht ward, wurde natürlich der obere der abgeleiteten Punkte zu einer Zeit erregt, als der untere noch ruhend war: daher seine Negativität. Wenn sich nun die Erregung auch auf den entfernteren Punkt erstreckt hat, findet keine Potentialdifferenz zwischen den beiden Punkten statt. Die zuerst erregte Stelle geht aber früher in die Ruhe über, während die entferntere noch erregt ist: es erscheint die zweite Phase des Aktionsstromes.



Figur 18. Aktionsstrom des Froschsartorius. Nach Lee. Ableitung von Mitte und Ende. *a* unverletzter Muskel, *b* und *c* Ende verletzt. Die Einheit der Abscisse ist 0.012 Sekunden. Von links nach rechts zu lesen.

Ganz dieselben Erscheinungen, welchen wir beim Froschherzen begegnen, zeigen überhaupt alle Muskeln (auch beim Menschen) und Nervenfasern. Die etwa vorhandenen Differenzen sind nur sekundärer, von dem verschieden schnellen Verlauf der Thätigkeit bei den betreffenden Gebilden bedingter Art (Bernstein).

In Figur 18 (*a*) ist nach Lee der Aktionsstrom des Froschsartorius bei Ableitung von Mitte und Ende dargestellt. Die beiden Phasen haben eine ziemlich symmetrische Gestalt, die maximalen Ordinaten sind gleich hoch, die zweite Phase ist etwas gestreckt.

Dass der Aktionsstrom kein Kunstprodukt darstellt, sondern in der That ein mit der Erregung aufs nächste zusammenhängender Vorgang ist, geht unter anderem daraus hervor, dass er durch jede Art von Reizung hervorgerufen wird, sich mit derselben Geschwindigkeit als die Erregung selbst fortpflanzt, sowie hinsichtlich seiner Stärke in einer gesetzmässigen Beziehung zu der Stärke der Reizung steht; u. s. w.

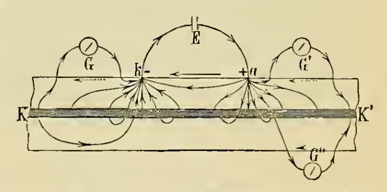
Wenn der Nerv oder der Muskel nicht von zwei Punkten der Längsoberfläche, sondern von Längsoberfläche und Querschnitt zum Galvanometer abgeleitet wird, so erscheint nicht mehr die zweite Phase des Aktionsstromes, und der Aktionsstrom besteht nun also nur aus einem im Nerven, bezw. im Muskel von der Längsoberfläche zum Querschnitt gerichteten Strom (vgl. Fig. 18 *b* und *c*). In dieser Form wurde der Aktionsstrom zuerst entdeckt. Da er in entgegengesetzter Richtung gegen den Ruhestrom ver-

läuft, wurde er von du Bois-Reymond als die negative Schwankung desselben bezeichnet. Die Ursache davon, dass bei der betreffenden Art der Ableitung die zweite Phase des Aktionsstromes wegfällt, liegt darin, dass der künstliche Querschnitt eines Nerven bezw. eines Muskels tot ist und also nicht erregt werden kann.

Der Aktionsstrom stellt die einzige bis jetzt bekannte funktionelle Veränderung dar, die wir am lebenden Nerven beobachten können. Auch sonst hat er eine sehr grosse Bedeutung, vor allem weil er es erlaubt, die Natur einer beliebigen Muskelkontraktion festzustellen.

Wir haben schon ein Beispiel davon kennen gelernt: der Aktionsstrom hat uns gezeigt, dass die Herzkontraktion trotz ihres langdauernden Verlaufes dennoch einer einfachen Zuckung gleichzustellen ist (vgl. I, S. 160).

Es giebt wiederum andere Arten von scheinbar ununterbrochenen Dauerkontraktionen, welche in der That diskontinuierliche Vorgänge darstellen, z. B. der vollständige Tetanus und die willkürliche Muskelkontraktion. Wir haben schon aus dem Verhalten des Muskels bei allmählicher Zunahme der Reizungsfrequenz geschlossen, dass der Tetanus, obgleich seine Kurve keine Diskontinuität darbietet, dennoch ein diskontinuierlicher Prozess ist. Aus dem Aktionsstrom beim Tetanus erhalten wir den entscheidenden Beweis dafür. Wenn man unter Anwendung des Rheotomes den Muskel genügend schnell nacheinander reizt, so dass er die Kurve eines vollständigen Tetanus zeichnet, so zeigen die Ausschläge am Galvanometer, dass jede einzelne Reizung an und für sich einen besonderen Aktionsstrom hervorruft, d. h. jede Reizung bedingt eine molekulare Veränderung im Muskel, obgleich bei genügender Reizfrequenz diese Veränderungen sich nicht in dem mechanischen Verhalten des Muskels kenntlich machen. — Dasselbe ist, wie schon bemerkt, auch mit der willkürlichen Kontraktion der Fall.



Figur 19. Zur Theorie des Elektrotonus. Nach Hermann.

Die Aktionsströme des Muskels sowie der Nerven sind genügend stark, um selber reizend zu wirken (Matteucci). Wenn man an einen Muskel A den Nerven eines zweiten Muskels B anlegt und dann durch Reizung vom Nerven aus den Muskel A erregt, so kontrahiert sich dabei jedesmal auch der Muskel B und dies sogar in dem Fall, wenn A so gespannt ist, dass er bei der Reizung seine Form nicht verändert. Ihrer Anzahl, Stärke und Folge nach stimmen die Zuckungen des Muskels B mit derjenigen des Muskels A auf das genaueste überein; wird A zum Tetanus gereizt, so gerät auch B in Tetanus u. s. w. Diese Erscheinungen werden sekundäre Zuckungen, bezw. sekundärer Tetanus genannt.

2. Der Elektrotonus. Wenn ein elektrischer Strom durch eine Nervenstrecke geleitet wird und eine andere Nervenstrecke mit einem Galvanometer verbunden wird, so erfolgt in diesem ein Ausschlag, welcher in der abgeleiteten Nervenstrecke einen Strom nachweist, der mit dem dem Nerven zugeführten Strom gleichgerichtet ist (Elektrotonus). Seiner Stärke nach ist der Elektrotonus von vielen verschiedenen Umständen abhängig; er ist stärker, je geringer die Entfernung zwischen der abgeleiteten Strecke und dem elektrischen Strom ist und je stärker dieser ist; ferner ist die Veränderung stärker in der Gegend der Anode als in der Nähe der Kathode u. s. w.

Die elektrotonischen Ströme sind nach Hermann Zweige des durchgeleiteten Stromes, welcher durch die eigentümliche Polarisierbarkeit der Nervenfasern gezwungen ist, sich sehr weit längs des Nerven auszubreiten. Wenn nämlich im Nerven wegen einer Polari-

sation zwischen Axencylinder und Markscheide ein Widerstand existiert, der den Übergang der Stromfäden von der Hülle in den Kern mehr oder weniger verhindert, so muss sich der Strom, wie aus der Figur 19 ersichtlich ist, über weite Strecken verbreiten, und bei Ableitung des Nerven zum Galvanometer werden diese Stromfäden in die Galvanometerleitung (*G*, *G'*) hineinbrechen.

b. Der Muskelton.

Wenn man einen Finger ins Ohr steckt und dann den Arm kräftig kontrahiert, hört man ein dumpfes Geräusch, dessen Tonhöhe von Wollaston und anderen auf etwa 32—36 Schwingungen per Sekunde bestimmt wurde. Helmholtz bemerkte, dass dasselbe Geräusch sehr deutlich gehört wird, wenn man, am besten des Nachts, die Ohren mit Pfropfen aus Siegellack dicht verstopft und dann die Masseteren in kräftige Zusammenziehung bringt. So lange die Muskeln in gleichmässiger Spannung bleiben, hört man ein dumpfes, brausendes Geräusch, dessen Grundton durch vermehrte Spannung nicht wesentlich verändert wird, während das damit vermischte Brausen stärker und höher wird.

Ferner wies Helmholtz nach, dass die Zitterungen der willkürlichen Muskeln, die das Muskelgeräusch bewirken, nicht regelmässig wie die eines musikalischen Tones erfolgen und ausserdem nicht in der Anzahl von 32—36 Schwingungen stattfinden, sondern dass im Mittel nur etwa 19 Vibrationen in der Sekunde auftreten. Der Muskelton ist also ein Oberton der wahren Muskelvibration. — Da ausserdem sich die Höhe dieses Tones mit dem geänderten Zustande des Trommelfelles ändert, so folgt, dass das Muskelgeräusch ein Resonanzton des Trommelfelles ist, hervorgebracht durch unregelmässige Erschütterungen der Muskeln. Dann ist es unschwer zu begreifen, dass auch die durch einen Einzelreiz hervorgerufene einfache Zuckung, wie auch die Herzsystole, von dem Muskelgeräusch begleitet wird.

c. Die chemischen Veränderungen des Muskels bei der Thätigkeit.

Bei seiner Thätigkeit erhält der Muskel eine saure Reaktion. Dieselbe ist wahrscheinlich zum Teil von einem grösseren Gehalte an Monophosphat bedingt; inwiefern die Milchsäure hierbei beteiligt ist, dürfte noch nicht ganz entschieden sein. — Nach Helmholtz enthält der arbeitende Muskel eine geringere Menge wasserlöslicher und eine grössere Menge in Alkohol löslicher Stoffe als der ruhende. — Ferner wird angegeben, dass bei der Arbeit die Gesamtmenge des Kreatins und Kreatinins sich vermehrt. Endlich nimmt der Glykogengehalt des Muskels bei der Arbeit ab.

Die Frage, welche Substanzen, ob N-haltige oder N-freie Substanzen in erster Linie bei der Muskelarbeit zu Grunde gehen, ist ebenso wie die Frage von der Zunahme des respiratorischen Gaswechsels bei der Muskelarbeit schon oben erörtert worden (vgl. I, S. 109 und 111).

Bei elektrischer Reizung der Nerven hat man eine saure Reaktion in der Gegend der gereizten Stelle beobachtet. Da man aber an Nervenstellen, welche von dem elektrischen Strom nicht direkt getroffen worden sind, keine derartige Veränderung hat nachweisen können, muss wohl diese saure Reaktion als eine direkte Wirkung des Stromes, d. h. als eine Elektrolyse aufgefasst werden.

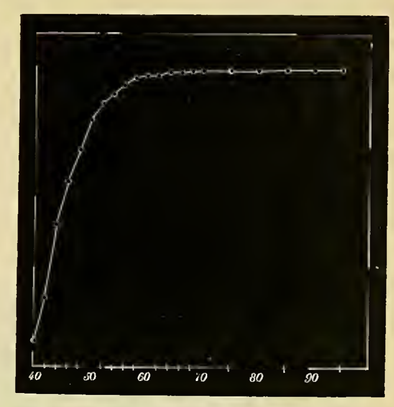
d. Die mechanische Arbeit bei der Muskelkontraktion.

Die Grösse der mechanischen Arbeit bei der Muskelkontraktion ist vor allem von der Stärke der Reizung und von der Belastung des Muskels abhängig.

1. Die Einwirkung der Reizstärke. Wenn bei konstanter Belastung des Muskels die Reizstärke von einem sehr niedrigen Wert allmählich gesteigert wird, so findet man sowohl bei direkter (elektrischer)

Reizung des Muskels als auch bei (mechanischer oder elektrischer) Reizung vom Nerven aus, dass die Muskelzuckungen bei gleichförmigem Zuwachs der Reizstärke zuerst schnell, dann immer langsamer zunehmen, um sich schliesslich asymptotisch einem Maximum zu nähern (vgl. Fig. 20). Das Maximum der Verkürzung, das bei einer einzelnen Zuckung erreicht werden kann, beträgt unter günstigen Umständen etwa 20 Proc. der natürlichen Länge des Muskels.

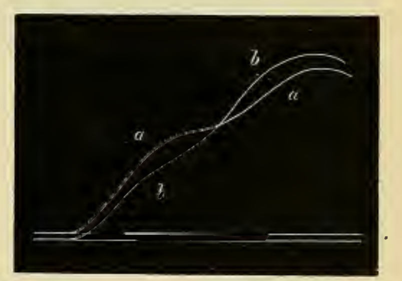
2. Die Einwirkung der Belastung bei gleichbleibender Stärke des Reizes. Hierbei werden wir nur den Fall behandeln, wo die Reizung maximal gewesen ist.



Figur 20. Froschgastrocnemius; Reizung des Nerven mit Öffnungsinduktionsströmen; konstante Belastung. Die Abscisse bezeichnet die Stärke des Reizes, die Ordinaten die Höhe der dabei ausgelösten Muskelzuckungen.

Man kann die Art und Weise, in welcher die Leistungsfähigkeit des ausgeschnittenen Muskels bei gestatteter Zusammenziehung (vgl. II, S. 7) in Anspruch genommen wird, vielfach variieren, indem man die Versuche so anordnet, dass 1) die Belastung während der ganzen Zeit der Kontraktion konstant ist (Isotonie) oder 2) die Belastung kontinuierlich zunimmt (Auxotonie) oder 3) die Belastung erst dann vom Muskel angegriffen wird, nachdem er sich mehr oder weniger kontrahiert hat (Überlastung).

Eine wirkliche Isotonie kommt wahrscheinlich nie vor; auch wenn die mechanischen Bedingungen des Versuches derartig sind, dass sie die Anforderungen an Isotonie möglichst vollständig erfüllen, so wird doch die Kontraktion des Muskels in ihrem Anfangsteil durch die Trägheit der zu bewegenden Massen verzögert und infolgedessen die Spannung des Muskels vermehrt.

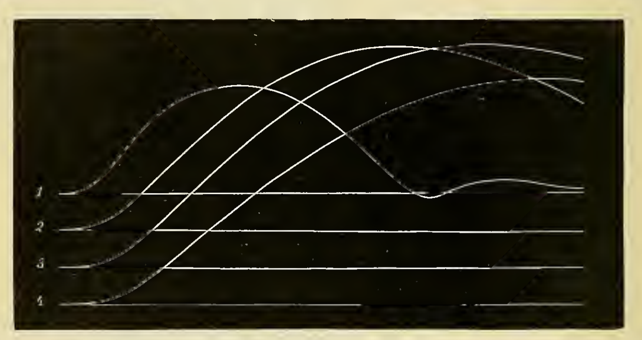


Figur 21. Froschgastrocnemius. *a*, Isotonische Zuckung, *b*, einfache Wurfbewegung, beide mit derselben Belastung, 80 g, geschrieben. Nach Santesson. Von links nach rechts zu lesen.

Als auxotonisch bezeichnen wir vor allem diejenigen Kontraktionen, bei welchen der Muskel gegen eine gespannte Feder Arbeit leistet. Hier nimmt natürlich die Spannung des Muskels bis zum Maximum der Kontraktion ununterbrochen zu. Ferner müssen zu derselben Kategorie alle diejenigen Zuckungen hingeführt werden, bei welchen die Spannung des Muskels bei der Kontraktion durch Verzögerung der Zuckung in ihrem Anfangsteil absichtlich gesteigert wird. Hierher gehört die s. g. einfache Wurfbewegung (Helmholtz), bei welcher der Muskel ein an seinem freien Ende direkt befestigtes Gewicht hebt. Ferner die Wurfbewegung mit trägen Massen (Fick), wo der Muskel einen Hebel mit äquilibrierten Massen angreift, welche einander im Gleichgewicht halten.

In den Figuren 21 und 22 teile ich Beispiele einiger dieser verschiedenen Bewegungsformen mit, und zwar stellt Figur 21 *a* eine isotonische Zuckung, Figur 21 *b* eine einfache Wurfbewegung, Figur 22 Wurfbewegungen mit trägen äquilibrierten Massen dar.

Bei der am meisten isotonischen Kurve, Figur 21, (ebenso wie bei den auxotonischen Kurven, welche natürlich die Lageveränderungen des freien Muskelendes am genauesten wiedergeben) finden wir im aufsteigenden Teil eine Diskontinuität, die kein Kunstprodukt ist, sondern, aus Gründen welche hier nicht erörtert werden können, wahrscheinlich von der später eintretenden Zusammenziehung der roten Muskelfasern, welche, wie schon bemerkt, eine längere Latenzdauer haben, bedingt ist (vgl. II, S. 9). Dass diese Unstätigkeit nicht so deutlich wenigstens bei der Wurfbewegung zum Vorschein kommt, hängt gerade davon ab, dass hier die Bewegung des Schreibhebels die feinen Einzelheiten der Muskelzuckung verwischt. Die von einer



Figur 22. Froschgastrocnemius. *1:* Belastung 4 g, mit dem Hebel allein; *2:* 40 g träge Masse; *3:* 100 g träge Masse; *4:* 200 g träge Masse. Von links nach rechts zu lesen.

einzelnen Reizung hervorgerufene Zuckung ist also gewissermassen eine zusammengesetzte, indem die beiden, den Muskel zusammensetzenden Fasergattungen zu verschiedener Zeit in Thätigkeit treten. Bei einer genauen Analyse der Muskelzuckung ist es daher notwendig, diesen Umstand genügend zu würdigen.

Figur 23 stellt die durch eine einzelne Reizung eines mit Veratrin vergifteten Muskels erhaltene und an einen langsam bewegten Cylinder geschriebene Zuckungskurve dar. Das Veratrin bewirkt, dass der Zuckungsverlauf der roten Muskelfasern viel langsamer als sonst wird. In der Kurve bezieht sich die erste schnelle Erhebung auf die weissen, die zweite ausgezogene auf die roten Muskelfasern.

Es war geboten, diese technischen Vorbemerkungen einzuschalten, ehe wir die Einwirkung der Belastung auf die Stärke der Muskelarbeit erörtern können.

Betreffend die Höhe der Kontraktion kann man im allgemeinen sagen, dass dieselbe um so geringer ausfällt, je grösser die Be-

lastung ist. Diese Regel gilt aber nicht unbedingt: denn schon bei der isotonischen Anordnung finden wir, dass die Zuckungshöhe bei einer sehr schwachen Belastung geringer ist als bei einer etwas grösseren (v. Frey), und bei auxotonischer Anordnung nimmt die Zuckungshöhe bis zu einer ziemlich hohen Anfangsspannung mit dieser in der Regel zu.

Wenn aber auch von einer gewissen und bei der isotonischen Anordnung jedenfalls nur geringen Belastung an, die Höhe der Zuckung abnimmt, so geschieht dies jedoch nicht proportional der Belastung, sondern viel langsamer, so dass bis zu einer gewissen Grenze die Arbeitsleistung (= das Produkt der Belastung durch die Zuckungshöhe) mit der Grösse der Belastung zunimmt (E. F. Weber).



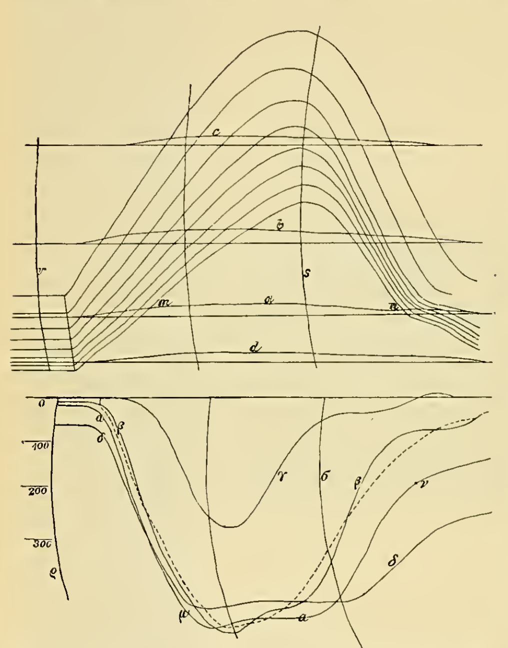
Figur 23. Zuckungskurve eines mit Veratrin vergifteten Froschgastrocnemius. Nach Santesson. Von links nach rechts zu lesen.

Ferner kann auch eine während der Kontraktion stattfindende Zunahme der Spannung auf die Leistung des Muskels einen entschieden günstigen Einfluss ausüben. Unter Umständen sind nämlich die Zuckungen bei einer gespannten Feder gleich hoch oder selbst höher als die bei derselben Anfangsspannung erhaltenen isotonischen Zuckungen (Santesson), wie auch die Wurfbewegungen höher sind als die isotonischen Zuckungen bei derselben Anfangsspannung (vgl. Fig. 21). Endlich bemerkt man Fälle, wo auxotonische Zuckungen, die von einer gleich grossen Anfangsspannung ausgehen, bei einer stärkeren Feder grösser sind als bei einer schwächeren. Wir können also sagen, dass innerhalb gewisser Grenzen die Arbeitsleistung des Muskels durch eine höhere Anfangsspannung wie auch durch eine Zunahme der Spannung während der Zuckung gesteigert wird.

Im Zusammenhang hiermit steht die Thatsache, dass bei der isometrischen Zuckung die Spannungszunahme viel rascher als die Verkürzung bei der sogen. isotonischen Anordnung erfolgt, so dass der Muskel bei gleichbleibender Länge das Maximum seiner Spannung viel früher erreicht, als er bei gleichbleibender Spannung das Maximum seiner Verkürzung erreicht (Fick, vgl. Fig. 24).

Der Muskel besitzt also das Vermögen, selbst seine Arbeit nach den sich darstellenden Anforderungen zu regulieren. Auf eine nähere theoretische

Erörterung dieser Thatsache müssen wir hier aber verzichten. Ich möchte nur die Bedeutung der roten Muskelfasern in dieser Hinsicht kurz erwähnen, denn dieselben sind, wie es scheint, die wichtigste Ursache der bei einer grösseren Spannung erfolgenden Zunahme der Arbeitsleistung. Wir finden nämlich, dass die von der Kontraktion dieser Fasern bedingte sekundäre Erhebung bei den Zuckungen gegen eine gespannte Feder bei zunehmender Spannung zunimmt, während die von der Kontraktion der weissen Muskelfasern bewirkte primäre Erhebung mit zunehmender Spannung in der Regel abnimmt.



Figur 24. Isotonische (die obere Kurvenschar) und isometrische (die untere Kurvenschar) Zuckungen bei derselben Anfangsspannung. Nach Fick. Von links nach rechts zu lesen. Die Kurven *a*, *b*, *c*, *d* stellen die Verkürzung des Muskels bei den isometrischen Zuckungen α, β, γ, δ dar.

3. Die absolute Kraft des Muskels. Die Methode der Überlastung ist unter anderem zur Bestimmung der sogen. absoluten Kraft des Muskels benutzt worden. Wenn man den Muskel nur mit dem Schreibhebel belastet, diesen unterstützt und verschiedene Gewichte an ihn anhängt, so ist es einleuchtend, dass diese Gewichte, welche die sogen. Überlastung darstellen, auf den ruhenden Muskel gar keine Einwirkung haben können. Erst bei der Kontraktion wird er von denselben belastet, wenn seine Spannung so weit fortgeschritten ist, dass sie der Grösse der Überlastung entspricht. Indem man nun das eine Gewicht nach dem anderen als Überlastung benutzt, kommt man endlich zu einem Gewicht, das der Muskel nicht mehr zu heben vermag. Dieses Gewicht stellt also diejenige Belastung dar, welche der Kontraktionskraft des Muskels gerade gleich ist und wird als Mass der absoluten Kraft des Muskels benutzt (E. F. Weber).

Es ist offenbar, dass ceteris paribus die absolute Kraft eines Muskels dessen Querschnitt proportional sein muss, dass also bei aus gleichartigen Muskelfasern zusammengesetzten Muskeln der dickere zugleich der kräftigere ist. Beim Tetanus ist die absolute Kraft grösser als bei Einzelreizungen und beträgt nach verschiedenen Autoren für die willkürlich kontrahierten Muskeln des Menschen bis 10 kg pro qcm.

Wenn man den Versuch derart anordnet, dass der Muskel erst, nachdem er sich in einem gewissen Grade kontrahiert hat, die Belastung angreift und also die absolute Kraft des in verschieden hohem Grade kontrahierten Muskels bestimmt, so findet man, dass diese immer geringer wird, je mehr sich der Muskel kontrahieren muss, ehe er von der Belastung gespannt wird (SCHWANN's Versuch).

4. Die Arbeitsleistung des tetanisierten Muskels. Im Tetanus ist selbstverständlich die Arbeitsleistung, nachdem der Tetanus seine vollständige Höhe erreicht hat, aus mechanischem Gesichtspunkte gleich null. Da der kontrahierte Zustand indess immer einen Aufwand von aktueller Energie erfordert, so ist der Tetanus mit einem verhältnismässig grossen Stoffverbrauch verbunden, was seinerseits zu einer baldigen Ermüdung führt.

Die bei der Verkürzung im Tetanus ausgeführte Arbeit verhält sich im allgemeinen entsprechend der Arbeit bei der Einzelzuckung, nur ist die Kontraktion umfangreicher, so dass sie unter günstigen Umständen bis zu 65—85 Procent des Muskels betragen kann. Übrigens stellt sich die Verkürzung bei der einfachen Zuckung und beim Tetanus je nach der Art der betreffenden Muskeln sehr verschieden dar; so wird angegeben, dass das Kontraktionsmaximum im Tetanus bei den blassen Muskeln des Frosches 2—3 mal, bei den roten Muskeln 8—9 mal grösser als die maximale Einzelzuckung ist.

Die Höhe des Tetanus ist bei konstanter Belastung von der Reizstärke, dagegen nicht von der Reizfrequenz abhängig.

e. Die Wärmebildung im Muskel.

1. Die Erscheinungen bei den kaltblütigen Tieren. Unter Anwendung der thermoelektrischen Methode wies HELMHOLTZ (1847) die Wärmebildung im Tetanus des ausgeschnittenen Froschmuskels nach. Später wurde von HEIDENHAIN die Wärmebildung bei der einzelnen Kontraktion nachgewiesen. Beim thätigen Nerven hat man mit den empfindlichsten Methoden keine Wärmebildung nachweisen können.

Da mechanische Arbeit und Wärmebildung die wichtigsten Leistungen des Muskels sind, und da, wie wir sub d gesehen haben, bei konstanter Reizstärke die mechanische Arbeit bei Zunahme der Belastung bis zu einer gewissen Grenze zunimmt, so könnte man sich vorstellen, dass die gleichzeitige Wärmebildung sich ganz umgekehrt verhielte und bei stärkerer Belastung um so geringer würde, so dass also der von einem gegebenen Reiz im Muskel hervorgerufene dissimilatorische Vorgang unabhängig von der Belastung sei, und dass die Belastung nur die Verteilung der Gesamtleistung auf Arbeit und Wärmebildung beeinflusse. Dies ist aber nicht der Fall. Seit den Untersuchungen HEIDENHAIN's wissen wir nämlich, dass beim ausgeschnittenen Froschmuskel die Gesamtleistung bei konstant bleibender Reizung mit zunehmender Belastung bis zu einer gewissen Grenze zunimmt.

Dieses wichtige Ergebnis geht aus folgender Zusammenstellung hervor. Der Versuch war so angeordnet, dass der Muskel auch im Stadium der sinkenden Energie vom Gewicht belastet war: die mechanische Arbeit wurde also dem Muskel als Wärme zurückerstattet, und die Zahlen in der 5. Spalte (Erwärmung des Muskels in Skalenteilen des Thermomultiplikators ausgedrückt) stellen also relative Werte der Gesamtleistung des Muskels dar.

Nr.	Belastung g	Summe der Zuckungshöhen (3 Zuckungen) mm	Arbeit der 3 Zuckungen g-mm	Gesamtleistung der drei Zuckungen Skalenteile
1	10	10.6	106	8.5
2	30	10.4	312	11.5
3	90	8.5	761	18.0
4	60	9.6	573	11.5
5	30	10.6	318	9.5
6	10	10.8	108	7.0

Wenn die Verkürzung des Muskels in irgend einer Weise verhindert oder gehemmt wird, so dass sich dessen Spannung erhöht, so wird auch die Wärmebildung erhöht, und dasselbe findet auch dann statt, wenn die Spannung des Muskels im Verlauf der Kontraktion gesteigert wird.

Diese Eigenschaft der Muskeln scheint von sehr grosser Bedeutung zu sein. Wenn die Gesamtleistung des Muskels unabhängig von der Belastung und nur von der Stärke des Reizes abhängig wäre, so stände ja die Energieentwicklung des Muskels sehr oft in keiner Proportion zu der zu leistenden Arbeit. In der von Heidenhain entdeckten Abhängigkeit der Gesamtleistung von der Belastung haben wir einen regulatorischen Mechanismus zu erblicken, welcher unabhängig von den nervösen Impulsen den Stoffwechsel im Muskel nach dem augenblicklichen Bedürfnisse regelt (vgl. auch § 5).

Bei verschieden starker Reizung und konstanter Belastung nimmt die Wärmebildung gleich wie die mechanische Arbeit bis zu einer gewissen Reizstärke zu. Hierbei ist aber zu bemerken, dass die Wärmebildung anfangs rascher als die Zuckungshöhe zunimmt; infolgedessen wird der Quotient Wärme durch Hubhöhe zuerst grösser, um bei noch gesteigerter Reizstärke wieder abzunehmen (Heidenhain).

Betreffs der Wärmebildung im Tetanus gilt, dass die Wärmebildung bis zu einer gewissen Grenze um so grösser wird, je grösser die Spannung ist; dass die Wärmebildung bei verhinderter Kontraktion stärker ist, als wenn die Zusammenziehung gestattet wird; dass hierbei die Wärmebildung mit der Initialspannung des Muskels, bezw. mit der Spannungszunahme während des Tetanus zunimmt u. s. w.

Bei einem kurzdauernden Tetanus wird nach Fick in jeder Zeiteinheit dieselbe Wärmemenge frei. Nur muss für den Akt der Zusammenziehung und vielleicht auch für den der Wiederausdehnung eine Ausnahme gemacht werden, in diesen Akten wird nämlich eine viel grössere Wärmemenge produciert als in einem gleichlangen Abschnitt bei vollkommen entwickeltem Tetanus.

Fick und seine Schüler haben absolute Bestimmungen der bei der Muskelthätigkeit entwickelten Wärmemengen ausgeführt.

Zu gleicher Zeit bestimmten sie auch die Grösse der mechanischen Arbeit. Einige dieser Ergebnisse sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt. Hier, wie in den früher mitgeteilten Versuchen fiel die Last nach jeder Zuckung wieder zurück; die beobachtete Wärmemenge drückt also die Gesamtleistung des Muskels aus. Jeder einzelne Versuch bestand aus drei rasch nacheinander folgenden Zuckungen.

Belastung	Wärmemenge in Mikrokalorien	Arbeit g-mm	Thermisches Äquivalent der Arbeit	Arbeit : Wärme = 1:
0	14.6	—	—	—
20	18.3	465	1.09	16.7
40	19.7	802	1.88	10.5
80	23.9	1420	3.34	7.1
120	24.2	1914	4.50	5.4
160	25.8	2402	5.64	4.6
200	25.6	2905	6.83	3.7
160	26.2	2402	5.64	4.6
120	23.3	1914	4.50	5.2
80	21.9	1430	3.34	6.6
40	19.5	819	1.92	10.2
20	18.0	465	1.09	16.6
0	13.4	—	—	—

Bei maximaler Reizung und zunehmender Belastung ändert sich also das Verhältnis Arbeit: Wärme zu Gunsten der ersteren. Bei der geringsten Belastung ist die gesamte Energieproduktion 16.7 mal grösser als der Arbeitswert, während sie bei der grössten Belastung nur 3.7 mal grösser ist. In anderen Versuchen ist ein noch grösserer Teil der gesamten Energieproduktion des Muskels als mechanische Arbeit erschienen. In der Regel wird aber beim ausgeschnittenen Froschmuskel der bei weitem grösste Teil der bei der Zuckung entwickelten Energie zur Wärmebildung benutzt.

2. Die Erscheinungen bei den warmblütigen Tieren. Entsprechende Untersuchungen betreffend die Muskeln der warmblütigen Tiere sind, vor allem wegen der grossen Abhängigkeit dieser Muskeln vom Kreislauf, mit sehr grossen Schwierigkeiten verbunden. Auch besitzen wir in dieser Beziehung zur Zeit nur wenige Untersuchungen, welche zum Teil schon im Kapitel XIV besprochen sind. Hier sei nur folgendes hinzuzufügen.

Ein wie grosser Teil der gesamten Energieproduktion tritt bei dem Warmblüter-Muskel als mechanische Arbeit zum Vorschein? Direkt ist diese Frage noch nicht zu beantworten, indirekt kann sie aber teilweise wenigstens erledigt werden. Wie wir schon gesehen haben, nehmen die CO_2-Abgabe und der O_2-Verbrauch bei der Muskelarbeit erheblich zu. Man hat diese Zunahme mit der gleichzeitig ausgeführten, mehr oder weniger genau bestimmten Arbeitsgrösse zusammengestellt und aus dem kalorischen Wert der Kohlensäure, bezw. des Sauerstoffes den Energieverbrauch pro 1 kg-m Muskelarbeit berechnet. Für die durch Heben des Körpers geleistete Arbeit haben die in Zuntz' Laboratorium ausgeführten

Untersuchungen ergeben, dass etwa 33 Proc. der im Dienste der Steigarbeit aufgewendeten Energie als nützliche Arbeit zu Tage kommen, wenn die Steigung keine übermässige ist. Für die Arbeit mit den oberen Extremitäten beträgt, nach den vorliegenden jedoch nicht sehr zahlreichen Versuchen, die Arbeitsleistung etwa 25 Proc. der entwickelten Energie.

Es ist aber nicht erlaubt, aus diesen Beobachtungen zu schliessen, dass unter günstigen Umständen die mechanische Leistung nur etwa 25—33 Proc. der gesamten Energieproduktion der arbeitenden Muskeln beträgt, denn sie muss in der That nicht unbedeutend grösser sein. Wird ja die Arbeit von verstärkter Atmung und Herzthätigkeit, sowie von accessorischen Muskelbewegungen begleitet, welche gar nicht zur Arbeitsleistung beitragen: die Steigerung der CO_2- Abgabe und O_2- Aufnahme wird also in einem gewissen Teil hierin ihre Ursache haben. Der als mechanische Leistung der Muskeln sich äussernde Teil der gesamten Energieproduktion ist also nicht unbeträchtlich grösser als die oben angeführten Werte 33 bezw. 25 Proc.

Obgleich die Wärmebildung bei der Muskelkontraktion für den Körper ausserordentlich wichtig ist, und obgleich der Muskel als Wärmebildner ebenso bedeutungsvoll wie als Arbeitswerkzeug ist, führt er doch seine mechanischen Leistungen wunderbar ökonomisch aus.

Was sonst die Wärmebildung im Säugetiermuskel betrifft, habe ich schon die Angabe von Meade-Smith erwähnt, dass auch der ruhende Muskel Wärme erzeugt (vgl. I, S. 389).

Bei Reizung vom Nerven aus fand Lukjanow an Hundemuskeln, bei Unterbrechung der Cirkulation, unter anderem folgendes. Durch wiederholte Reizungen (1300—1400 im Intervall von 1 Sek.) konnte die Temperatur des blutleeren Muskels um 1.15° C. erhöht werden; da die Wärmekapacität des Muskels etwa 0.8 ist, so würde also von jedem Gramm des Muskels etwa 1 (kleine) Kalorie entwickelt werden. In den meisten Versuchen nahm die von jeder einzelnen Reizung hervorgerufene Wärmebildung von Anfang bis zu Ende allmählich ab. Durch eine schnelle Aufeinanderfolge der Reizungen wurde dieselbe Steigerung der Muskeltemperatur innerhalb einer kürzeren Zeit als bei Reizungen in langsamerem Rhythmus erhalten; dagegen löste jeder einzelne der tetanischen Reize weniger Wärme als jeder der wenig frequenten aus. Die Wärmebildung des Säugetiermuskels stieg nicht mit der Belastung, wie dies beim Froschmuskel der Fall ist, sondern war unabhängig von der Belastung. Jedoch wurde die Belastung nur ziemlich wenig variiert, und es stellte sich in einigen Versuchen noch heraus, dass die Wärmebildung bei einer schwachen Reizung und einer grösseren Belastung gleich gross, ja grösser war als bei starker Reizung und geringer Belastung.

Die Frage, ob die am Froschmuskel beobachtete Thatsache, dass bei gleich starker Reizung die gesamte Energieproduktion bis zu einer gewissen Grenze mit der Belastung zunimmt, auch für den Säugetiermuskel gilt, ist nicht durch diese Versuche entschieden, denn der Muskel arbeitete hier augenscheinlich unter wenig günstigen Verhältnissen. Es zeigte sich nämlich, dass das Verhältnis zwischen der gesamten Energieproduktion und der mechanischen Arbeit beim nicht ermüdeten Muskel im besten Falle wie 10 : 1 war, es finden sich aber bei Lukjanow Beobachtungen, wo die betreffende Relation 124 : 1 ist. Da wir nun aber gesehen haben, dass beim Menschen die in Folge der Muskelarbeit stattfindende Mehrzersetzung, wenn man bei deren Berechnung den Verbrennungswert der

Kohlehydrate zu Grunde legt, nur etwa 3—4 mal grösser als die geleistete Arbeit ist und da hierin auch die von der Arbeit bedingte stärkere Leistung der Atemmuskeln, des Herzens u. s. w. eingeht, so ist es ersichtlich, dass die Beobachtungen von Lukjanow nicht als Paradigmversuche angesehen werden können. Die Frage bezüglich der Einwirkung der Belastung auf die gesamte Energieproduktion des Säugetiermuskels muss deshalb noch als eine offene bezeichnet werden.

§ 5. Die centrale Innervation des Muskels.

Jeder Extremitätenmuskel erhält seine motorischen Nervenfasern aus mehreren aufeinander folgenden Nervenwurzeln, was in der doppelten Innervation des Sternocleidomastoideus und Trapezius des Menschen durch den N. accessorius und einen Cervicalnerven sein Analogon hat. Diese Thatsache scheint zu zeigen, dass bei den normal stattfindenden Muskelwirkungen sämtliche Fasern eines Muskels nicht immer in Thätigkeit versetzt werden müssen, sondern dass sich der Muskel partiell zu kontrahieren vermag. Diese Folgerung wird durch den folgenden Versuch von Gad bestätigt.

Der Lumbalplexus führt beim Frosch in zwei Wurzeln Nervenfasern zum Gastrocnemius. Wenn bei schwach belastetem Muskel die eine oder die andere Wurzel einzeln, oder alle beiden zusammen oder der Muskel direkt (tetanisch) gereizt wird, so sind die Zuckungshöhen gleich gross. Untersucht man aber mit Hilfe des II, S. 7 beschriebenen Apparates die vom Muskel bei seiner (tetanischen) Reizung entwickelte Spannung, so findet man, dass diese bei Reizung der einzelnen Wurzeln geringer als bei Reizung des ganzen Nerven oder des Muskels direkt ausfällt, sowie dass in den beiden letzten Fällen die Spannung des Muskels der Summe der bei einzelner Reizung jeder Wurzel entwickelten Spannungen gleich ist. Dies Ergebnis zeigt also, dass bei Reizung verschiedener Nervenwurzeln nicht der ganze Muskel, sondern nur gewisse Muskelfasern erregt werden, dass also jede Nervenwurzel nur eine partielle Kontraktion des Muskels hervorruft. — Es kann kein Zweifel darüber sein, dass diese partielle Kontraktion, die in den hier erörterten Versuchen nachgewiesen worden ist, auch bei den normal, unter Einwirkung des centralen Nervensystemes hervorgebrachten Zuckungen vorkommt, obgleich dort wahrscheinlich in noch feinerer Abstufung. Hierdurch wird erzielt, dass die Thätigkeit des Muskels nach der auszuführenden Leistung abgepasst wird. Wenn keine grossen Spannungen entwickelt werden müssen, so kontrahieren sich nur einige Muskelfasern, die übrigen bleiben aber ruhend und ermüden also nicht. Da andererseits der Umfang der Kontraktion nicht von dem Querschnitt, sondern nur von der Länge des Muskels abhängt, so kommt, wie aus dem mitgeteilten Versuche hervorgeht, bei den partiellen Kontraktionen eine gleich grosse Verkürzung als bei der Thätigkeit des Gesamtmuskels zu Stande (vgl. auch II. S. 34).

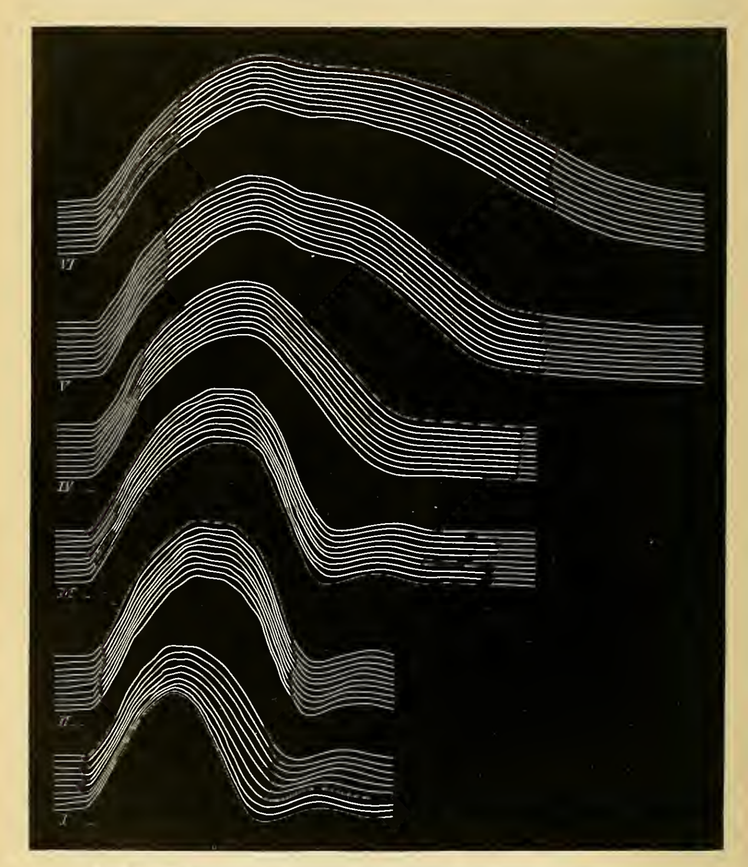
§ 6. Ermüdung und Erholung des Nerven und des Muskels.

(Vgl. I, S. 60. 61.)

a. Die allgemeinen Erscheinungen.

Wenn ein Muskel in nicht zu langen Intervallen mit einzelnen Reizen gereizt wird, so werden seine Kontraktionen anfangs, trotz konstant bleibender Reizstärke, zuerst grösser („Treppe“ von Bowditch und Buckmaster) und nehmen dann allmählich bis zur vollständigen Erschöpfung ab. Von Anfang

der Zuckungsreihe an werden sie gedehnter, indem sowohl der ansteigende als auch und zwar in einem bei weitem höheren Grade der absteigende Teil der Kurve *immer langsamer verläuft*. Allmählich entwickelt sich, je mehr die *Ermüdung* fortschreitet und je länger mit der Reizung fortgesetzt



Figur 25. Veränderungen des Zuckungsverlaufes durch die Ermüdung. Nach Rollett.

wird, ein neuer Zustand beim Muskel: nach Ende der Zuckung geht er nicht mehr in seine Ruhelage zurück, sondern bleibt in einem immer grösseren Grade zusammengezogen. Der Muskel gleicht zuletzt einer zähen, teigartigen Masse, die mit äusserster Trägheit dem Zuge folgt, welcher sie zur ursprünglichen Form zurückzubringen strebt (Funke). In der, Figur 25, dargestellten

Reihe ist der Muskel in Intervallen von je 1.5 Sekunden gereizt worden. Von je 50 Zuckungen sind aber nur die ersten 10 hier reproduciert, die 6 Kurvenreihen I—VI entsprechen also 300 Einzelbewegungen.

Der Muskel ermüdet nur durch die Arbeit: weder die Belastung an sich noch eine unwirksame (subminimale) Reizung wirkt auf den Muskel ermüdend.

Ob auch der Nerv ermüdet, ist viel schwieriger zu entscheiden, denn wenn die Muskelzuckungen, bei Reizung vom Nerven aus, endlich aufhören, so ist es ja nicht unmöglich, dass die Ursache davon ausschliesslich im Muskel selbst zu suchen ist.

Um die Ausdauer des motorischen Nerven zu prüfen, muss man also den Versuch so anordnen, dass der Muskel trotz einer ununterbrochen stattfindenden Reizung des Nerven nicht erregt wird. Dieses Postulat löste Bernstein in der Weise, dass er den Frosch-ischiadicus in grosser Entfernung vom M. gastrocnemius mit tetanisierenden Induktionsströmen reizte und zwischen dieser Stelle und dem Muskel einen genügend starken konstanten Strom durch den Nerven leitete. Die Hemmung an dessen Anode verhinderte die höher ausgelöste Erregung sich zum Muskel fortzupflanzen. In dieser Weise tetanisierte Bernstein den motorischen Nerven 2 Stunden lang; als er dann den konstanten Strom öffnete, rief die Induktionsreizung Muskelzuckungen hervor: der Nerv war nicht ermüdet trotz der 2 Stunden anhaltenden Reizung.

In derselben Weise konnte Wedenskii einen motorischen Froschnerven sogar 6 Stunden lang reizen, ohne den Nerven zu erschöpfen. — An warmblütigen Tieren haben Langendorff, Bowditch u. a. die Thatsache der Unermüdbarkeit des Nerven nach folgender Methode nahgewiesen. Man vergiftet ein Tier mit einem Gift, welches die peripheren Endapparate eines centrifugalen Nerven ausser Thätigkeit versetzt (für die motorischen Nerven Curare, für den Herzvagus Atropin); das Gift wird allmählich vom Körper abgegeben, und die nervösen Endapparate erhalten ihre Leistungsfähigkeit wieder. Es dauert aber mehrere Stunden, bis dies eintrifft, und eine während dieser Zeit stattfindende Reizung des Nerven bleibt natürlich erfolglos. Wenn die Vergiftung aber zu verschwinden beginnt, so tritt die Wirkung der Nervenreizung zum Vorschein: die stundenlang fortgesetzte Reizung hat den Nerven nicht ermüdet.

Übrigens kann man an zahlreichen Erscheinungen nachweisen, dass die Nerven noch eine viel grössere Ausdauer haben. Wissen wir doch, dass mehrere centrifugale Nerven, wie vor allem der Herzvagus, tonisch erregt sind und sich in einer stetigen, wenn auch verschieden intensiven Thätigkeit befinden, sowie dass dasselbe auch bei den centripetalen Nerven der Fall ist, wovon wir in den kontinuierlichen Schmerzen bei gewissen Nervenleiden ein Beispiel haben.

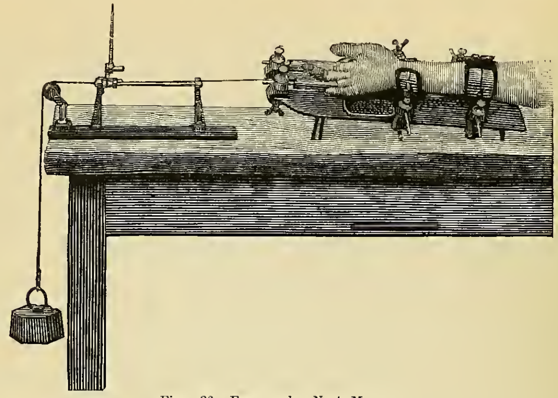
Wenn nach tetanisierender Reizung vom Nerven aus der Muskel nicht mehr reagiert, so können bei direkter Muskelreizung dennoch Kontraktionen erhalten werden. Da die Nerven selbst nicht ermüden, so muss die Ursache dieser Erscheinung darin gesucht werden, dass die motorischen Nervenendigungen früher ermüden als die Muskelsubstanz (Waller). Bei Reizung mit einzelnen Reizen dagegen findet das eigentümliche Verhalten statt, dass in einem Stadium, wo die Nervenreizung noch deutlich, wenn auch schwach wirkt, die direkte Reizung des Muskels unwirksam ist: der Muskel ermüdet also hier schneller als die Nervenendigungen (Santesson).

b. Die Ermüdungserscheinungen beim Menschen.

Die beim Menschen auftretenden Ermüdungserscheinungen sind kürzlich mittelst eines von Mosso konstruierten Apparates, des Ergographen, von mehreren Autoren untersucht worden.

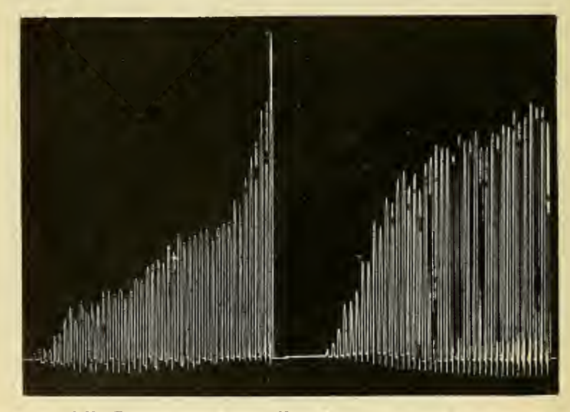
Der Ergograph ist speziell für die Beuger des Mittelfingers konstruiert und besteht aus zwei Teilen, einem, welcher die Hand festhält, und einem anderen, welcher die Muskel-

zuckungen registriert. Der ganze Apparat ist in Figur 26 abgebildet. Der Unterarm wird durch die Kissen und die Hand vorn durch zwei Messingröhren fixiert, in welche der Zeigefinger und der vierte Finger gesteckt werden. An die Mittelphalange des Mittelfingers wird eine Schnur befestigt, welche die Belastung und den Schreibhebel trägt.



Figur 26. Ergograph. Nach Mosso.

Dieser zeichnet auf einem langsam rotierenden Cylinder die Kontraktionen des Muskels etwa in doppelter Grösse. Die Arbeit des Muskels ist natürlich das Produkt der wirklichen Zuckungshöhe durch die Belastung.

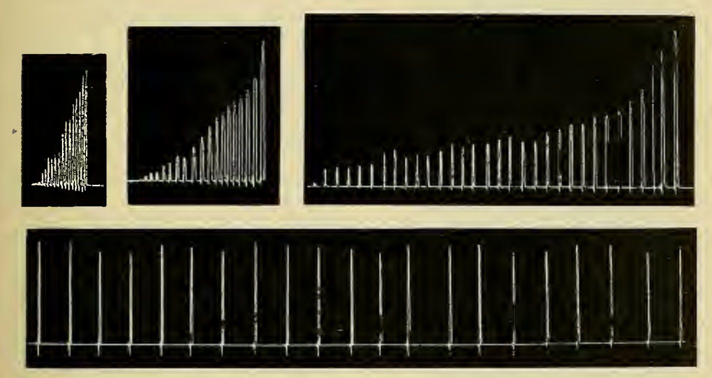


Figur 27 und 28. Ergographische Kurven. Nach Mosso. Von rechts nach links zu lesen.

Wenn nun die Belastung nicht zu gering ist und das Intervall zwischen je zwei Kontraktionen nicht zu gross ist, so nimmt die Höhe der Kontraktion ununterbrochen ab und zwar entweder so, dass sie wie in Figur 27 beim Beginn der Arbeit rapid, gegen das Ende weniger rasch abnimmt, oder

auch so, dass die Abnahme zu Anfang gering, gegen Ende dagegen schnell ist (Fig. 28). Nach den Erfahrungen von Mosso hat jedes Individuum seine eigenartige Ermüdungskurve, weshalb die von verschiedenen Individuen geschriebenen Kurven leicht voneinander zu unterscheiden sind.

In Bezug auf die Variabeln, welche den Gang der Ermüdung beeinflussen, haben wir in erster Linie den Einfluss der Kontraktionsfrequenz bei konstanter Belastung zu untersuchen. Die Figg. 29—32 ergeben, dass die Erschöpfung um so schneller eintritt, je geringer das Intervall zwischen zwei Kontraktionen ist. In Figur 29 (Belastung 6 kg, Kontraktion einmal jede Sekunde) finden wir nur 14 Kontraktionen bis zu vollständiger Erschöpfung, mechanische Arbeit = 0.912 kg-m. In Figur 30 (Kontraktion einmal jede 2. Sekunde) ist die Anzahl der Kontraktionen 18, die mechanische Arbeit 1.080 kg-m. In Figur 31 (Kontraktion einmal in 4 Sekunden) ist die Anzahl der Kontraktionen 31, die mechanische Arbeit 1.842 kg-m. Bei einem Rhythmus von einer Kontraktion in 10 Sekunden erschien gar keine Ermüdung (Fig. 32).



Figur 29—32. Verlauf der Ermüdung bei verschiedener Kontraktionsfrequenz. Nach Maggiora. Von rechts nach links zu lesen.

Also genügt eine Ruhezeit von 10 Sekunden, um den Skelettmuskel vollständig ausruhen zu lassen.

Wenn der Muskel in einem schnellen Rhythmus bis zu vollständiger Ermüdung arbeitet, so braucht er, um sich vollständig zu erholen, eine verhältnismässig lange Zeit, in Versuchen von Maggiora $1^1/_2$—2 Stunden. Bei diesen Versuchen stellte es sich ferner heraus, dass die letzten Kontraktionen einer vollständigen Ermüdungsreihe am schädlichsten sind. Wenn man von dem Muskel nur den ersten Teil der Ermüdungsreihe, d. h. etwa 15 Kontraktionen, ausführen lässt und ihm dann eine Ruhezeit gönnt, so wird der Muskel vollständig ausgeruht innerhalb einer viel kürzeren Zeit als derjenigen, welche der vollständig ermüdete Muskel zur Erholung braucht. Infolgedessen wird die gesamte, während eines Tages zu leistende Arbeit bei der betreffenden Anordnung beträchtlich grösser. Ein Muskel machte z. B. während 14 Stunden alle 30 Minuten 15 Kontraktionen, mechanische Arbeit 26.9 kg-m; derselbe Muskel schrieb jede zweite Stunde die ganze Ermüdungsreihe, mechanische Arbeit 14.7 kg-m, Differenz 12.2 kg-m.

Unter anderen Umständen, welche auf die Ermüdung einwirken, seien noch die folgenden erwähnt. Anämie, Fasten, Mangel an Schlaf setzen das Arbeitsvermögen herab und beschleunigen das Eintreten der Erschöpfung. Dagegen wird die Leistungsfähigkeit erhöht durch Ruhe, Nahrungsaufnahme sowie durch Massage, letzteres auch in dem Fall,

wenn der Muskel früher nicht ermüdet wurde. Die Wirkung der Massage liegt demnach nicht allein darin, dass sie die durch die Arbeit entstandenen Produkte entfernt, sondern auch und in einem wesentlichen Grade in der dadurch hervorgebrachten lebhafteren Cirkulation des Blutes und der Lymphe sowie in den durch die Massage möglicherweise hervorgerufenen Stoffwechselveränderungen.

Figur 33. Willkürliche (V) und durch elektrische Reizung (E) hervorgerufene Muskelkontraktionen. Nach Mosso. Von rechts nach links zu lesen.

Endlich übt die Ermüdung einer Muskelgruppe einen nicht zu verkennenden Einfluss auf andere Muskeln aus, indem z. B. Ermüdung der Beine die Ermüdung in den Armen beschleunigt, und zwar mehr oder weniger je nach der geringeren oder grösseren Muskelübung der betreffenden Individuen.

Bei allen bis jetzt besprochenen Versuchen wurden die Kontraktionen unter dem Einfluss des Willens ausgelöst. Es zeigt sich, dass die Ermüdung bei künstlicher Reizung des Muskels im grossen Ganzen in derselben Weise verläuft. Es treten jedoch bei den willkürlichen Muskelbewegungen verschiedene Eigentümlichkeiten auf, welche von einem so grossen Interesse sind, dass sie hier nicht unerwähnt bleiben dürfen. Vor allem ist der Einfluss der Ermüdung der Nervencentren zu erwähnen.

Bei einer Reihe willkürlicher Kontraktionen in einem Intervall von 2 Sekunden waren die 40.—42. Kontraktionen schon sehr klein. Nun wurde der N. medianus gereizt: die künstlich hervorgerufenen Kontraktionen waren beträchtlich grösser als die letzten willkürlichen. Nach 30 Sekunden wird die künstliche Reizung ausgesetzt und mit den willkürlichen Kontraktionen wieder angefangen: die hierdurch erzielten Kontraktionen (Fig. 33, erste Gruppe rechts) sind sehr gross. Der Versuch wird alternierend mit willkürlichen (V) und künstlich hervorgerufenen (E) Kontraktionen fortgesetzt. Man sieht, wie die Elektricität Kontraktionen zu einer Zeit erzeugt, wo dies durch den Willen unmöglich ist, sowie dass nach einer kurzen Ruhezeit der Wille wieder starke Kontraktionen hervorrufen kann.

Aus diesem Versuche geht der centrale Anteil der Ermüdung deutlich hervor. Wir lassen ja den Muskel sich nicht erholen, da wir ihn mittelst des auf den Nerven applicierten elektrischen Reizes in Kontraktion halten. In dieser Zwischenzeit aber erholt sich der Wille, und wenn er wieder in Thätigkeit tritt, so macht er den Muskel sich kräftiger kontrahieren.

Auch kann man nachweisen, dass eine rein geistige Arbeit die Muskelermüdung ausserordentlich beschleunigt. Man könnte glauben, dass die Ermüdung hier eine rein centrale sei; die Sache ist jedoch viel komplicierter, denn es zeigt sich dasselbe Resultat, wenn man an einem durch geistige Arbeit Ermüdeten den N. medianus oder die Beugemuskeln des Fingers direkt reizt.

Durch andere Versuche, deren Anordnung hier nicht näher beschrieben werden kann, hat endlich Mosso nachgewiesen, dass während die durch den Muskel geleistete mechanische Arbeit zur Abnahme neigt, die Nervenanstrengung und die Intensität der Prozesse, welche die Kontraktion hervorrufen, progressiv wachsen, dass also der ermüdende Muskel eines kräftigeren Nervenreizes benötigt, um sich zusammenzuziehen.

Was hier über die Ermüdung und Erholung gesagt ist, gilt zunächst nur von den Skelettmuskeln. Andere Muskeln ermüden viel langsamer und haben eine viel kürzere Erholungszeit nötig, um dauernd leistungsfähig zu bleiben. Das beste Beispiel davon liefert uns das Herz, welches von Anfang bis Ende des Lebens ununterbrochen arbeitet mit Ruhepausen, die nur etwa 0.4 Sekunden betragen. Dass auch die glatten Muskeln einer anhaltenden Arbeit fähig sind, wird vor allem durch den Tonus der Gefässmuskeln nachgewiesen.

Betreffend die Natur der Ermüdung und die Ursache der nachfolgenden Erholung verweise ich auf 1, S. 60. 61.

§ 7. Die Totenstarre.

Wenn der Muskel vom Körper herausgeschnitten oder vom Kreislauf ausgeschaltet wird, so geht er innerhalb einer kürzeren oder längeren Zeit (10 Minuten bis mehreren Stunden) in die Totenstarre über. Er wird jetzt kürzer, dicker, fester, trübe, undurchsichtig und weniger dehnbar; seine Reaktion wird sauer, was zum Teil wenigstens durch eine von der Milchsäure hervorgerufene Umsetzung eines Teiles des Diphosphates im Monophosphat bedingt sein dürfte.

Die Starre des Muskels wird auch durch Erwärmung auf 48—50° C., durch Einwirkung von destilliertem Wasser, von Säuren und verschiedenen anderen Substanzen bewirkt. Sie tritt nach strenger Muskelarbeit leichter als sonst ein, erscheint aber auf der anderen Seite um so später, wenn der Muskel wegen Durchtrennung seines Nerven gelähmt ist. Die Totenstarre ist die Ursache der nach dem Tode erscheinenden Rigidität des Körpers. Unter gewissen Umständen, welche bis jetzt nicht nachgeahmt werden konnten, tritt die Totenstarre sogleich nach dem Tode ein, so dass der Körper in der von ihm im Todesaugenblick angenommenen Stellung erstarrt.

Die Ursache der Totenstarre haben wir in der Gerinnung des Myosins zu suchen. Allmählich wird das geronnene Myosin wieder flüssig, was zum Teil von dem stärkeren Sauerwerden der Muskeln, zum Teil und in erster Linie von der beginnenden Fäulnis, zum Teil endlich von dem im Muskel befindlichen Pepsin bedingt ist.

Die Totenstarre bietet in mehreren Punkten eine gewisse Ähnlichkeit mit der Zusammenziehung des Muskels und wird in der That von mehreren Autoren als die letzte Lebensäusserung des Muskels aufgefasst. Sie stellt indes nicht ein unzweideutiges Todeszeichen dar, denn man hat nachgewiesen, dass der totenstarre Muskel mittelst Durchleitung von arteriellem Blut wieder leistungsfähig gemacht werden kann.

Zweiter Abschnitt.

Die gegenseitigen Beziehungen zwischen den Muskeln und den übrigen Organen des Körpers.

Bei seinen Leistungen ist der Muskel von den übrigen Organen des Körpers in vielen Beziehungen abhängig und übt seinerseits auf die Verrichtungen der meisten Organe einen sehr wichtigen Einfluss aus.

Wenn der nervöse Zusammenhang des Muskels mit dem centralen Nervensystem aufgehoben wird, so degeneriert der Muskel, und innerhalb einer verhältnismässig kurzen Zeit wird er in eine bindegewebige Masse verwandelt. Dasselbe trifft auch zu, wenn die motorischen Nervenzellen in den vorderen Hörnern des Rückenmarkes durch irgend welchen krankhaften Prozess zu Grunde gehen.

Die Ursache der Degeneration des Muskels in dem betreffenden Falle liegt nicht darin, dass der Muskel wegen der Durchtrennung des Nerven inaktiv wird. Die Inaktivität, wie sie z. B. infolge eines Gehirnleidens erscheint, ruft allerdings eine Reduktion der Muskelsubstanz, eine Atrophie hervor, der Muskel degeniert aber nicht, sondern behält seine charakteristischen Eigenschaften.

Auf der anderen Seite nimmt der Muskel durch Arbeit an Umfang zu, und es giebt überhaupt kein anderes Mittel als Arbeit, um den Muskel zu kräftigen.

Vom centralen Nervensystem gehen also Impulse zum Muskel, welche für seinen Unterhalt und für seine normale Beschaffenheit von durchgreifender Bedeutung sind. Näheres hierüber siehe Kapitel XXII.

Der ruhende Muskel hat eine verhältnismässig geringe Blutzufuhr. Während der Arbeit nimmt die nach dem Muskel strömende Blutmenge erheblich zu, was durch eine unter der Einwirkung von vasodilatatorischen Nerven stattfindende aktive Erweiterung der Muskelgefässe zu Stande kommt (vgl. I, S. 209).

Diese Gefässerweiterung im augenblicklich arbeitenden Muskel ist aber nicht die einzige die Muskelarbeit begleitende Veränderung im Gefässsysteme. Wir finden nämlich, wie schon bemerkt, bei der Muskelarbeit ausserdem eine Beschleunigung der Herzschäge (über deren Ursache vgl. I, S. 173) sowie in der Regel eine Zunahme des arteriellen Blutdruckes. Letztere ist wohl wesentlich dadurch bedingt, dass gleichzeitig mit der Gefässerweiterung im arbeitenden Muskel sich andere Gefässgebiete und vor allem das vom Splanchnicus innervierte kontrahieren, und dadurch die Erweiterung der Muskelgefässe überkompensieren. Zur Drucksteigerung trägt auch die Zunahme der vom Herzen in der Zeiteinheit herausgetriebenen Blutmenge

bei. Es muss jedoch bemerkt werden, dass eine nähere Analyse der hierbei wirkenden Mechanismen an der Hand der bis jetzt vorliegenden Beobachtungen nicht möglich ist.

Die Zunahme des Blutdruckes und der Herzfrequenz u. s. w., welche die Muskelarbeit begleitet, hat natürlich für das Herz selbst eine grosse Bedeutung, indem hierdurch die vom Herzen zu leistende Arbeit gesteigert wird. Dies kann, wenn die Ansprüche an das Herz gewisse, individuell sehr verschiedene Grenzen nicht überschreiten, nur günstig auf dasselbe einwirken und steigert seine Leistungsfähigkeit. Bei einer allzu strengen Arbeit fällt aber das Herz der Überanstrengung anheim, und schwere Störungen in seiner Thätigkeit treten ein (vgl. 1, S. 185).

Die Gefässerweiterung im arbeitenden Muskel bezweckt ohne jeden Zweifel, durch eine reichlichere Durchblutung demselben die bei der Arbeit in gesteigertem Masse notwendige Menge von Sauerstoff und Verbrennungsmaterial zuzuführen, und wie wir schon gesehen haben, verbrauchen die arbeitenden Muskeln in der That grosse Sauerstoffmengen und producieren grosse Mengen Kohlensäure. Um dem Blute die nötige Menge von Sauerstoff zuzuführen, sowie um es von dem grossen Überschuss an Kohlensäure zu befreien, ist natürlich eine verstärkte Atmung notwendig, und eine solche begleitet auch jede Muskelarbeit.

Diese Verstärkung der Atmung wird vor allem durch den direkt reizenden Einfluss der in vermehrter Menge in den Muskeln gebildeten Verbrennungsprodukte auf das Atmungscentrum bedingt, wie daraus hervorgeht, dass die Atmung auch beim Tetanisieren von Muskeln, welche in keinem nervösen Zusammenhang mit dem centralen Nervensystem stehen, verstärkt wird und zwar auch wenn die beiden Vagi durchschnitten sind, um etwaige, von den Lungen ausgelöste Reflexe auszuschliessen (Zuntz und Geppert).

Zuntz und Geppert fanden ferner, dass die also verstärkte Atmung so ausgiebig war, dass das arterielle Blut reicher an Sauerstoff und ärmer an Kohlensäure als beim ruhenden Tiere wurde. Weder O-Mangel noch CO_2-Überschuss konnte die Ursache einer derartigen Überkompensation sein, und die genannten Autoren stellten sich daher vor, dass die Reizung des Atemcentrums von anderen, ihrer Natur nach bisher unbekannten Zersetzungsprodukten bewirkt werde.

Dem gegenüber bemerkten Filehne und Kionka, dass in den Versuchen von Zuntz und Geppert die künstlich gereizten Muskeln nicht vollständig vom centralen Nervensystem isoliert waren und dass die betreffende Überkompensation ihr Entstehen einem durch die sensiblen Muskelnerven verursachten Reflex verdanke. Wenn die nervöse Isolierung der Muskeln vollständig war, so trat allerdings die verstärkte Atmung wie sonst auf, der O-Gehalt im Blute war aber jetzt geringer und der CO_2-Gehalt grösser als beim ruhenden Muskel. Die genannten Autoren stellen sich daher vor, dass unter normalen Umständen bei der Muskelarbeit die Enden der centripetalen Muskelnerven erregt werden und reflektorisch die verstärkte Atmung auslösen, bevor noch ein mit Verbrennungsstoffen überladenes und an Sauerstoff ärmeres Blut zum Atmungscentrum gelangt. Wenn dieser Reflex nicht ausreicht, um die nötige Ventilation zu unterhalten, und wenn also die Arterialisierung des Blutes abnimmt, würde das Atmungscentrum durch O-Mangel und CO_2-Überschuss zu gesteigerter Thätigkeit erregt werden, und es wäre also nicht nötig, mit Zuntz und Geppert hypothetische, bei der Muskelthätigkeit gebildete Produkte als Atmungserreger anzunehmen.

Die Muskelarbeit bedingt endlich auch eine vermehrte Zufuhr von Nahrung, um den jetzt an den Körper gestellten Anforderungen zu genügen. In der That zeigt auch eine uralte Erfahrung, dass die Esslust durch körperliche Arbeit in einem sehr hohen Grade gesteigert wird.

Wie die Muskelarbeit auf die Verdauung einwirkt, ist aber zur Zeit nur wenig aufgeklärt. Man hat untersucht, wie die im Magen stattfindende Verdauung von Körperbewegungen beeinflusst wird, wie sich die Motilität und die HCl-Sekretion dabei verhalten; die Resultate der verschiedenen Autoren weichen aber in den meisten Punkten beträchtlich von einander ab, und wir müssen daher die Frage von dem Einfluss der körperlichen Arbeit auf den Verdauungsprozess als eine offene bezeichnen. Nur soviel scheint aus den am Hunde von Rosenberg angestellten Versuchen hervorzugehen, dass die Ausnützung der Nahrung ganz unabhängig davon ist, ob das Tier sich während der Verdauung in Ruhe befindet oder eine sehr energische Arbeit leistet; es ist nicht unwahrscheinlich, dass dieser Satz auch für den Menschen gültig ist.

Bei allen willkürlichen Muskelbewegungen findet selbstverständlich auch in dem centralen Nevensystem eine Arbeit statt. Wenn wir uns eine bestimmte Muskelbewegung, welcher Art sie auch sein mag, lernen, ist das Gehirn stets thätig. Das neugeborene Kind kann allerdings alle seine Muskeln bewegen, vermag aber nicht die Thätigkeit derselben zu planmässigen Akten zu koordinieren. Dies geschieht nur dadurch, dass im centralen Nervensystem allmählich Verbindungen zwischen verschiedenen Nervenbahnen gebildet werden, sodass die Muskeln, deren Zusammenwirken für einen bestimmten Zweck notwendig ist, wirklich gemeinsam arbeiten. Wir wissen, dass zahlreiche Muskeln notwendig sind, um den Körper in aufrechter Stellung zu erhalten (vgl. Abschn. III). Das hierbei stattfindende Zusammenwirken der verschiedenen Muskeln wird erst durch eine langedauernde Übung ausgebildet, und ebenso verhält es sich mit allen anderen Arten von Muskelbewegungen, die wir ausführen.

Ohne ein vorhergehendes Studium haben wir keine Kenntnis von der Lage und der Anordnung unserer Muskeln. Wir können also nicht bestimmen, dass der eine oder der andere Muskel in Thätigkeit treten soll, sondern können uns nur entschliessen, eine gewisse Bewegung auszuführen. Wenn wir z. B. den Arm biegen, geschieht dies hauptsächlich dadurch, dass sich der M. biceps zusammenzieht; die bewusste Willensthätigkeit, die wir hierbei ausführen, ist aber kein direkter Impuls zu dem betreffenden Muskel, sondern ein Befehl, den Arm zu beugen. Kurz, wir führen unsere Körperbewegungen mit Hinsicht auf das Resultat aus, ohne uns darum zu bekümmern, wie dieses Resultat erzielt wird.

Bei dem Einüben einer bestimmten Körperbewegung suchen wir also in unserem centralen Nervensystem eine solche Kombination verschiedener Muskeln zuwege zu bringen, dass die von uns beabsichtigte Wirkung eintritt. Je komplicierter die betreffende Bewegung ist, um so schwieriger ist es natürlich, diese Kombination herauszufinden. Nachdem dies aber endlich gelungen ist, wird die Bewegung mit der grössten Leichtigkeit, fast maschinenmässig ausgeführt.

Hierbei tritt auch eine andere Erscheinung zu Tage. Wenn wir zum ersten Mal eine bestimmte Bewegung einüben, so lassen wir zahlreiche Muskeln dabei mitwirken, ohne dass diese dabei irgend welche Bedeutung haben, sondern vielmehr schaden, indem

der Körper wegen der überflüssigen Muskelanstrengung ganz nutzlos ermüdet. Je weiter die Übung fortschreitet, um so mehr lernen wir, solche unnötige Bewegungen zu vermeiden; zu gleicher Zeit wird auch die Atmung und die Cirkulation immer genauer nach dem wirklichen Bedarf abgepasst: das Herzklopfen und die angestrengte Atmung, welche bei dem Ungeübten schon nach einer verhältnismässig geringen Körperarbeit auftreten, sind bei dem an Muskelbewegungen Gewohnten nicht mehr zu finden.

Als allgemeine Regel gilt indessen, dass bei einer bestimmten Bewegung nicht allein diejenigen Muskeln, welche dieselbe bewirken, sondern auch ihre Antagonisten, wenn auch verhältnismässig schwach, thätig sind. Beim Beugen des Armes im Ellenbogengelenk ist also neben dem Biceps auch der Strecker, der Triceps, thätig. Diese Mitbeteiligung der Antagonisten trägt ihrerseits dazu bei, die willkürlichen Muskelbewegungen mehr abgerundet und weniger schnellend zu machen.

Die soeben erwähnten, unnütz begleitenden Muskelkontraktionen können indes lange nicht vollständig ausgeschlossen werden. Wenn wir eine schwere Last mit den Armen heben müsssen, machen wir eine tiefe Einatmung und schliessen dann die Stimmritze, um in dem von Luft gefüllten Brustkasten eine feste Stütze für die Armmuskeln zu haben. Es trifft hierbei aber nicht selten ein, dass wir zu gleicher Zeit auch die Zahnreihen stark aneinander drücken, obgleich dies mit der beabsichtigten Körperbewegung nicht das geringste zu thun hat. Hierher gehören auch eine Menge von Gebärden, welche Redner ausführen, ohne dass diese in irgend einer Weise zur Verdeutlichung der Rede dienen können.

Dritter Abschnitt.

Einige besondere Muskelwirkungen.

Unter den von den Skelettmuskeln bewirkten Bewegungen haben wir schon in einem anderen Zusammenhange die Kau- und Atembewegungen studiert (vgl. I, S. 259 und 294). Die Augenbewegungen werden wir in Kap. XXI, die bei der Erzeugung der Stimme und der Sprachlaute stattfindenden Bewegungen der Kehlkopfs- und Mundmuskulatur in Kap. XX und die durch die Gesichtsmuskeln hervorgerufenen mimischen Bewegungen in Kap. XXIV untersuchen. Hier wollen wir unter den koordinierten Muskelbewegungen nur die Ortsbewegungen des Körpers betrachten.

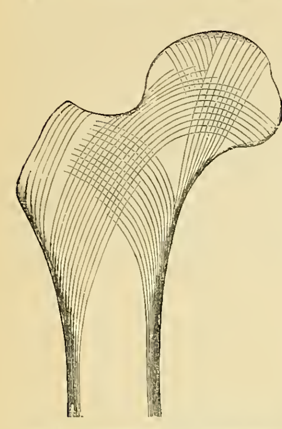
§ 1. Die allgemeinen Eigenschaften der Knochen.

Bei den Ortsbewegungen dienen die Skelettknochen als Hebel, an welchen sowohl die Kraft, welche durch die Muskelwirkung repräsentiert wird, als auch die Last, d. h. die Schwere des zu bewegenden Körperteils und die von demselben etwa zu tragende Belastung, ihre Angriffspunkte haben.

Die Knochen besitzen einen sehr hohen Grad von Festigkeit und bei denselben finden wir, wie zuerst von H. Meyer (1867) bemerkt wurde, die Anforderungen der theoretischen Mechanik an möglichst grosse Festigkeit bei möglichst geringer Masse in einer sehr schönen Weise realisiert.

Wenn auf einen starren Körper mehrere Kräfte wirken, die sich mittelst seiner Starrheit das Gleichgewicht halten, so entstehen in dem Körper längs gewisser Kurvensysteme Spannungen und Pressungen, welche ungleich verteilt sind. Bei einem starren Körper ent-

wickeln sich die stärksten Spannungen und Pressungen in der Nähe der äusseren Oberfläche. wie daraus hervorgeht, dass eine Röhre beinahe ebensoviel tragen kann als ein solider Stab von gleichen Dimensionen aus demselben Material. Dem entspricht der Bau der langgestreckten Knochen im ganzen Skelett. In den angeschwollenen Gelenkenden aber ist das ganze Innere von Knochenlamellen durchzogen, während die äussere Schicht dichter Knochensubstanz hier sehr dünn ist. Es zeigt aber die mechanische Erörterung wirklich, dass an den Enden eines langen Stabes die Kurven starker Spannung und Pressung nicht bloss in der Nähe der Oberfläche verlaufen, und Meyer hat nachgewiesen, dass die Knochenlamellen mit ihrer Längsrichtung in den Richtungen des stärksten Zuges oder Druckes liegen und somit in günstigster Weise ihre Widerstandsfähigkeit zur Geltung bringen können. Als Beispiel davon diene Figur 34, welche die Kurven der Spongiosa in dem oberen Gelenkende des menschlichen Oberschenkelbeines darstellt. Von mechanischem Gesichtspunkte aus wird die kompakte Knochensubstanz von Meyer als eine durch lokale Koncentration der Widerstandskurven bedingte Modifikation der Spongiosa betrachtet.


Figur 34. Durchschnitt vom oberen Ende des Oberschenkelbeines. Nach Meyer.

Im allgemeinen liegt der Angriffspunkt des Muskels am Knochen dem Unterstützungspunkt (d. h. dem Gelenke) näher als der Angriffspunkt der Belastung. Einer Kontraktion geringen Umfanges entspricht also in der Regel eine viel ausgiebigere Bewegung der Belastung. Hierbei zeigt es sich ausserdem als Regel, dass je weiter die Muskelkontraktion fortschreitet, um so grösser wird der Hebelarm, mit welchem der Muskel den Knochen angreift. Hierdurch wird die Abnahme der Kraft des Muskels, welche sich während der Kontraktion darstellt (vgl. II, S. 33), zu einem grösseren oder geringeren Grade kompensiert.

§ 2. Die Aufgaben der speziellen Muskelmechanik.

Es ist nicht meine Absicht, den Mechanismus der Gelenke oder die Wirkungen der einzelnen Muskeln hier zu erörtern. Obgleich diese und andere im Zusammenhang damit stehenden Fragen die Leistungen des Körpers betreffen und also eigentlich in die Physiologie gehören, so werden sie doch zweckmässiger in Zusammenhang mit der Darstellung vom Bau des Körpers, d. h. in der Anatomie studiert, denn eine Darstellung von den Wirkungen der einzelnen Muskeln kann nicht ohne eine gleichzeitige Darstellung ihrer Anatomie geniessbar sein, und dies würde hier gar zu viel Raum beanspruchen.

Übrigens ist die spezielle Physiologie der Muskeln, die eigentliche Muskelmechanik, nur wenig ausgebaut.

O. Fischer hat neuerdings die Frage erörtert, auf welcher Grundlage eine erfolgreiche Behandlung der Probleme der Muskelmechanik geschehen kann, und welchen Zielen diese Wissenschaft nachzustreben hat. Diese Erörterung werde ich als Basis meiner Darstellung benutzen.

Für die Wirkung der Muskeln kommt zunächst die Grösse der Masse eines jeden Körperteils und die Lage seines Schwerpunktes in Betracht.

Die Kenntnis dieser beiden Grössen genügt indes in den meisten Fällen noch nicht, denn es ist für die durch die Muskeln erzeugte Drehbewegung der Glieder keineswegs gleichgültig, wie innerhalb eines Körperteiles die Masse verteilt ist, und wir müssen also auch die Trägheitsmomente des Körperteiles kennen. Ein starrer Körper ist nämlich für die Mechanik vollständig bekannt, wenn man die Grösse seiner Masse, die Lage seines Schwerpunktes und die Grösse des Trägheitsmomentes für alle Axen durch den Schwerpunkt bestimmt hat. Als Trägheitsmoment eines Körpers in Bezug auf eine bestimmte Rotationsaxe wird der Widerstand bezeichnet, welchen der Körper den Bestrebungen von Kräften entgegensetzt, ihn um diese Rotationsaxe herumzudrehen.

Das Trägheitsmoment wird, seiner Grösse nach, durch diejenige Entfernung angegeben, in welcher die wirkliche Gesamtmasse des Körpers angebracht werden müsste, damit sie denselben Widerstand gegen Rotationsbestrebungen ausübt wie die Massenteilchen zusammen bei ihren Entfernungen von der Axe. Diese Entfernung heisst der Trägheitsradius in Bezug auf die Rotationsaxe. Bezeichnet man den Trägheitsradius mit $\varkappa$ und die Gesamtmasse mit M, so ist das Trägheitsmoment: $T = M\varkappa^2$.

Braune und Fischer haben die Trägheitsmomente von allen grösseren Abschnitten des menschlichen Körpers ermittelt, und zwar für je eine Axe senkrecht zur Längsaxe des Gliedes und für die Längsaxe selbst. Es ergab sich, dass bei allen Gliedern des menschlichen Körpers das Verhältnis zwischen dem Trägheitsradius in Bezug auf irgend eine zur Längsaxe senkrechte und durch den Schwerpunkt gehende Axe einerseits und der Länge des Gliedes anderseits dasselbe ist, und zwar nahezu den konstanten Wert 0.30 besitzt, sowie dass das Verhältnis zwischen dem Trägheitsradius in Bezug auf die Längsaxe und der mittleren Dicke des Gliedes dasselbe ist und annähernd den konstanten Wert 0.35 hat. — Durch diese beiden Sätze ist man in den Stand gesetzt, auch an Lebenden die Grösse des Trägheitsmomentes zu bestimmen. Bezeichnet μ das annähernd konstante Verhältnis der Masse eines Körperteils zur Gesamtmasse M, l die Länge und d die mittlere Dicke dieses Körperteils, so hat das Trägheitsmoment T_0' denselben in Bezug auf irgend eine Schwerpunktaxe senkrecht zur Längsaxe des Körperteils den Wert $T_0' = 0.30^2 \mu Ml^2$ und das Trägheitsmoment T_0'' in Bezug auf die Längsaxe selbst $T_0'' = 0.35^2 \mu Md^2$, wobei die Gesamtmasse M des menschlichen Körpers und die Grössen l und d sich am Lebenden direkt messen lassen. Ist e die Entfernung einer Axe A vom Schwerpunkt, so ist das Trägheitsmoment T für diese Axe $T = T_0 + me^2$, wo m die Masse des Körperteils bedeutet und T_0 den soeben erwähnten Wert hat.

Der Zergliederung des menschlichen Körpers hat sich unmittelbar die Untersuchung der Gelenkverbindungen der betreffenden Abschnitte anzuschliessen. Hierbei kommt es ausser der Lage der Gelenke in erster Linie auf die Bewegungen an, welche den beiden durch ein Gelenk verbundenen Gliedern relativ zu einander am lebenden Körper gestattet sind. In dieser Hinsicht hat sich eine Erscheinung von der allergrössten Bedeutung für die Muskelmechanik herausgestellt: in vielen Fällen wird im Leben von der vollen Freiheit der Bewegung, welche die besondere Art des Gelenkes gestatten würde, gar kein Gebrauch gemacht. Ein sehr instruktives Beispiel davon liefern uns die Bewegungen des Auges: obgleich das Auge sehr frei beweglich ist und durch seine Muskeln alle möglichen Bewegungen hervorgerufen werden könnten, sind die thatsächlich ausführbaren Augenbewegungen ziemlich beschränkt — es ist uns z. B. nicht möglich, willkürlich das Auge um seine Axe herumzudrehen (vgl. Kap. XXI). Diese und andere entsprechende Erscheinungen sind davon bedingt, dass wir nicht die für solche Bewegungen notwendige komplicierte Innervation der Muskeln zu Stande bringen können, oder vielleicht richtiger, dass wir, da wir keine Veranlassung dazu haben, diese Innervation nicht einüben.

Unter den äusseren Einwirkungen, welche unseren Körper und dessen verschiedene Teile beeinflussen, steht die Schwere obenan;

dazu kommen noch die Reibung eines Körperteils an einem Körper der Aussenwelt, die Reaktion des Bodens oder fester Körper der Aussenwelt, gegen welche der menschliche Körper drückt, der Luftwiderstand u. s. w. Von diesen ist allein die auf den Körper einwirkende Schwerkraft von vornherein bestimmbar, denn Reibung u. s. w. hängen erst von der Bewegung selbst ab.

Um die zum Hervorbringen eines Gleichgewichtszustandes zwischen äusseren Kräften und Muskelkräften notwendigen Bedingungen festzustellen, muss zunächst eine eingehende Kenntnis von der statischen Wirkungsweise der einzelnen Muskeln erhalten werden. Denn es stellt sich unter anderem heraus, dass ein beliebiger Muskel keineswegs bei allen möglichen Stellungen der seinem Wirkungsbereich angehörenden Körperteile andern Kräften das Gleichgewicht zu halten vermag. Es sind daher für jeden Muskel, welcher auf ein bestimmtes System von Körperteilen einwirkt, die für ihn charakteristischen Gleichgewichtshaltungen festzustellen, bevor man nach der hierzu notwendigen Spannung des Muskels fragen kann. Hat man diese Stellungen für alle Muskeln bestimmt, so zeigt es sich, dass für die Mehrzahl der möglichen Haltungen des Körpersystems gar kein Muskel existiert, welcher allein im Stande wäre, der Schwere das Gleichgewicht zu halten, und dass infolgedessen sich mehrere Muskeln gleichzeitig mit ganz bestimmten Spannungen kontrahieren müssen, um diese Aufgabe zu lösen. So kann z. B. die Haltung des Armes, bei welcher der Oberarm vertikal nach unten hängt und der Unterarm im Ellenbogengelenk rechtwinklig gebeugt ist, nur dadurch hergestellt werden, dass sich der Biceps mit Beugern, die nicht über das Schultergelenk hinwegziehen, zu gemeinsamer Thätigkeit vereinigt.

Die Untersuchungen über die Bewegungen des Körpers sind natürlich noch viel verwickelter als die über die Bedingungen des Gleichgewichts. Kommen ja hier zunächst die Geschwindigkeiten und Beschleunigungen der einzelnen Körperteile als neue Grössen hinzu. Ferner spielt hier die Verteilung der Masse innerhalb eines Körperteils, soweit sie in den Grössen der Trägheitsmomente ihren Ausdruck findet, eine Rolle, während für die Muskelstatik nur die Grösse der Masse des Körperteils, die Lage und Art der Gelenke sowie die Lage des Schwerpunktes innerhalb desselben in Betracht kam.

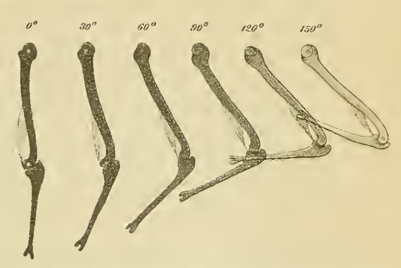
Um die Beziehungen festzustellen, welche zwischen den Geschwindigkeiten und Beschleunigungen der Körperteile einerseits und den angreifenden äusseren Kräften, den Muskelspannungen, den Grössen der Massen und Trägheitsmomente wie den Gelenk- und Schwerpunktlagen andererseits bestehen, muss die Muskelmechanik die Differentialgleichungen der Bewegung des menschlichen Körpers entwickeln. Hierbei werden die Bewegungen des menschlichen Körpers als bekannt vorausgesetzt und die Spannungen der Muskeln bestimmt, welche diese Bewegungen im Verein mit äusseren Kräften erzeugen. Es gilt also in erster Linie, die Bewegungen des lebenden Körpers so genau zu messen, dass die Geschwindigkeiten und Beschleunigungen der einzelnen Körperteile für jede Phase der Bewegung bekannt sind. Dagegen wird es wohl niemals gelingen, die bei irgend einer Bewegung vorhandenen Spannungen der einzelnen Muskeln direkt zu bestimmen. Dies ist nur auf indirektem Wege unter Zuhilfenahme der Bewegungsgleichungen möglich.

Um dieses Endziel aller Forschung auf muskeldynamischem Gebiete zu erreichen, ist erst eine grosse Anzahl von mechanischen Problemen einfacherer Art zu lösen. Die Bewegungsgleichungen vermitteln in vielen Fällen unmittelbar nur die Kenntnis des resultierenden Drehungsmomentes, mit dem mehrere Muskeln auf die Körperteile im gegebenen Falle eingewirkt haben. Es muss daher noch Gegenstand einer besonderen Untersuchung werden, die Spannungen zu bestimmen, welche diese Muskeln besitzen müssen, um das resultierende Drehungsmoment zu erzeugen. Diese Aufgabe wird nur dann Aussicht auf eine bestimmte, einwandsfreie Lösung haben, wenn vorher die spezielle bewegende Wirkung der einzelnen Muskeln bei vollständig freier Beweglichkeit aller in Frage kommenden Gelenke festgestellt worden ist.

§ 3. Allgemeines über die mechanischen Wirkungen der Skelettmuskeln.

Ein sich kontrahierender Muskel zieht nicht nur am Ansatz nach dem Ursprung hin, sondern er sucht auch umgekehrt den Ursprung dem Ansatz zu nähern und wirkt also mit zwei genau gleichen, aber entgegengesetzt gerichteten Kräften auf die beiden Insertionsstellen.

Diese doppelte Kraftwirkung würde nur in dem speziellen Falle nicht zu berücksichtigen sein, wenn der Ursprung durch besondere Kräfte fixiert ist; denn dann wird die am Ursprung des Muskels angreifende Kraft durch Widerstände an den Befestigungsstellen im Gleichgewicht gehalten.



Figur 35. Beugebewegung des Armes ohne Handbelastung infolge alleiniger Wirkung eines eingelenkigen Beugemuskels des Ellenbogengelenkes. Nach O. Fischer.

Im allgemeinen wird aber wegen des soeben erwähnten Umstandes ein Muskel auch auf Gelenke einen Einfluss ausüben, über welche er gar nicht hinweg zieht.

Um diesen Satz zu beweisen, hat Fischer teils Versuche an einem künstlichen, den bei der oberen Extremität stattfindenden Verhältnissen genau nachgeahmten Modell, teils Versuche am lebenden Menschen gemacht, und dabei, sowie durch mathematische Kalküle gefunden, dass bei feststehendem Schultergürtel ein eingelenkiger Beugemuskel, wie z. B. der Brachialis internus nicht allein auf das Ellenbogengelenk wirkt, über welches er hinwegzieht, sondern auch in beträchtlicher Weise auf das Schultergelenk, über welches er nicht hinwegzieht, und zwar erscheint eine starke Rückwärtsdrehung in diesem Gelenk. Ein eingelenkiger Streckmuskel des Ellenbogengelenkes wirkt dementsprechend nicht allein auf das Ellenbogengelenk ein, über welches er hinwegzieht, sondern dreht auch in beträchtlichem Grade den Oberarm im Schultergelenk, über welches er nicht hinwegzieht, nach vorn.

Das Verhältnis zwischen den Gesamtdrehungen im Schultergelenk und im Ellenbogengelenk, welche infolge der Kontraktion eines eingelenkigen Beugers oder Streckers des Ellenbogengelenkes stattfinden, wird geändert, wenn man die Masse eines der beiden Armabschnitte vergrössert. Belastet man insbesondere die Hand, so wird die Gelenkbewegung im Schultergelenk verhältnismässig vergrössert und zwar um so mehr, je grösser die zugeführte Masse ist.

Figur 36. Streckbewegung des Armes ohne Handbelastung infolge alleiniger Wirkung eines eingelenkigen Streckmuskels des Ellenbogengelenkes. Nach O. Fischer.

Endlich stellt es sich heraus, dass bei einer Anfangsstellung, welche der extremen Beugestellung sehr nahe kommt, unter alleiniger Wirkung eines eingelenkigen Beugemuskels fast ausschliesslich Beugung im Ellenbogengelenk, aber so gut wie gar keine Bewegung im Schultergelenk eintritt.

Die Figuren 35 und 36 sollen diese Thatsachen erläutern. Figur 35 zeigt, wie sich bei um 30° zunehmendem Beugungswinkel im Ellenbogengelenk der Oberarm im Schultergelenk dreht. Figur 36 zeigt dasselbe in Bezug auf die Streckbewegung des Armes.

Diese Thatsachen gelten natürlich nicht allein für die hier besprochenen Muskeln, sondern sind allgemein gültig. So bringen die Muskeln, welche über das Handgelenk

hinwegziehen und am Unterarm entspringen, bei ihrer Kontraktion auch Bewegung im Ellbogengelenk hervor, die an der Handwurzel und an den Mittelhandknochen entspringenden Muskeln bewegen auch das Handgelenk, über welches sie gar nicht hinwegziehen; die vom Oberschenkel in distaler Richtung ausgehenden Muskeln wirken auf das Hüftgelenk; sowohl die vom Unterschenkel nach dem Fuss ziehenden, als auch die zwischen Becken und Oberschenkel sich erstreckenden Muskeln bewegen das Kniegelenk u. s. w. Es zeigt sich ganz allgemein, dass ein eingelenkiger Muskel in einem Nachbargelenk in der Regel die entgegengesetzte Drehung hervorruft als in dem Gelenk, welches zwischen seinen Insertionspunkten liegt.

Der grösste Teil aller Muskeln zieht indes über mehrere Gelenke hinweg. Für diese mehrgelenkigen Muskeln gelten die hier besprochenen Resultate nicht ohne weiteres, obgleich bei diesen manche bei den eingelenkigen Muskeln vorgefundenen Erscheinungen sich in gewissem Grade einstellen. So müssen die über Ellbogengelenk und Radio-Ulnargelenk hinwegziehenden MM. brachioradialis und pronator teres in ganz ähnlicher Weise auf das Schultergelenk einwirken wie der Brachialis.

Näheres hierüber hat in Bezug auf die über den Ellbogen und das Schultergelenk hinwegziehenden Muskeln Fischer unlängst mitgeteilt. Es ergiebt sich auch für diese, dass zu jeder bestimmten Ausgangshaltung des Armes ein ganz bestimmtes Verhältnis der Drehungen im Schulter- und Ellbogengelenk gehört, wenn die Kontraktion des Muskels mit ganz beliebiger Spannung aus der Ruhe erfolgt. Die Grösse dieses Drehungsverhältnisses ist aber nicht hier, wie dies bei den eingelenkigen Muskeln der Fall ist, von der Ansatzweise und dem Verlauf der Fasern des Muskels unabhängig, denn hier kommt bei gleicher Armhaltung einem jeden Muskel ein anderes Drehungsverhältnis zu.

Die Wirkungsweise eines zweigelenkigen Muskels wird vor allem durch die drehenden Einwirkungen bestimmt, welche ein jeder der beiden Hauptabschnitte des Armes auf den anderen ausübt, sobald das System durch irgend welche Kräfte in Bewegung gesetzt wird.

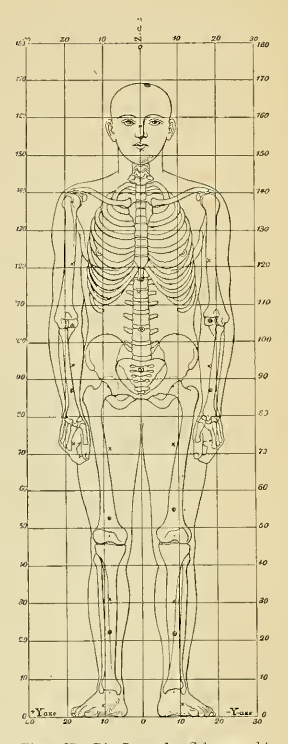
So bewirkt der lange Kopf des Biceps brachii, so lange nur das Ellbogengelenk nicht arretiert ist, in den meisten Stellungen des Armes eine Rückwärtsdrehung und nicht, wie man es sich ganz allgemein vorstellt, eine Vorwärtsdrehung des Schultergelenkes. Nur wenn dieser Muskel sich bei weit über die rechtwinklige Beugestellung des Ellbogengelenks hinaus gebeugtem Arme kontrahiert, wird er gleichzeitig das Ellbogengelenk und das Schultergelenk beugen.

§ 4. Das aufrechte Stehen.

Damit der menschliche Körper nicht umfalle, ist es notwendig, dass die von seinem Gesamtschwerpunkt gezogene Lotlinie innerhalb der von der äusseren Begrenzung seiner Fusssohlen und den an die Fussspitzen und Fersenvorsprüngen angelegten Tangenten umschriebenen Unterstützungsfläche falle. Da er nicht eine starre Masse bildet, sondern bewegliche Glieder hat und der Schwerpunkt also je nach der Stellung der verschiedenen Körperteile eine verschiedene Lage haben kann, muss durch besondere Mechanismen, Gelenkverbindungen und Muskelwirkungen, den einzelnen Körperteilen eine solche gegenseitige Lage erteilt werden, dass die Lothlinie vom Schwerpunkt innerhalb der Unterstützungsfläche fällt, denn sonst kippt der Körper um. Wir haben daher zuerst die Lage des Schwerpunktes im Körper zu bestimmen.

a. Der Schwerpunkt des menschlichen Körpers.

Seit Borelli (1679) haben mehrere Autoren die Lage des Gesamtschwerpunktes des Körpers und dessen verschiedene Teile untersucht. Nach Meyer liegt der Gesamtschwerpunkt des Körpers bei der aufrechten Stellung ziemlich weit hinter den Hüftgelenken, im zweiten Kreuzbeinwirbel oder über demselben im Sakralkanal, während Braune und Fischer den Schwerpunkt beträchtlich mehr nach vorn und über die Verbindungslinie der Hüftgelenkmittelpunkte verlegen.



Figur 37. Die Lage der Schwerpunkte des menschlichen Körpers für die Normalstellung. Nach Braune und Fischer. ✕ Schwerpunkt eines Gliedes; ⊗ Schwerpunkt eines Gliedersystemes; ⊠ Schwerpunkt des ganzen Körpers.

Die Lage der Schwerpunkte der verschiedenen Körperteile ist nach Braune und Fischer in Figur 37, welche keine weitere Erklärung nötig hat, dargestellt. Es sei nur bemerkt, dass bei allen Extremitätenabschnitten der entsprechende Schwerpunkt über die Mitte derselben zu liegen kommt und die Entfernung der beiden Gelenkmittelpunkte voneinander im Verhältnis von 4:5 teilt. Bei der hier abgebildeten Stellung, welche von den genannten Autoren als Normalstellung bezeichnet wird, liegt der Schwerpunkt bei allen Extremitätenstücken in der geraden Linie, welche die Mitten der jedesmaligen Nachbargelenke miteinander verbindet. Die Lotlinie vom Schwerpunkt (die Schwerlinie) trifft in diesem Falle die Unterstützungsfläche ziemlich nahe dem hinteren Rande (vgl. Fig. 38).

Bei der Stellung, welche von selbst ohne willkürliche Beeinflussung eingenommen wird, ist die Schwerlinie 4 cm weiter nach vorn gerückt, wodurch eine grössere Sicherheit der Stellung bedingt ist (vgl. Fig. 39).

Bei verschiedenen anderen Stellungen und bei in verschiedener Weise angebrachter Belastung des Körpers wechselt der Schwerpunkt seine Lage nicht unerheblich. Als Beispiele führe ich folgende Angaben von Braune und Fischer hier an. Dieselben beziehen sich auf die Ausrüstung des deutschen Infanteristen.

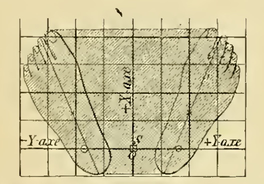
	Lage des Schwerpunktes.	
	Vor (+) oder hinter (—) dem Mittelpunkte des Hüftgelenkes: cm	Über der Verbindungslinie der Mittelpunkte des Hüftgelenkes; cm
1. Normalstellung	+0.2	4.7
2. Bequeme Haltung	—0.8	7.3

	Lage des Schwerpunktes.	
	Vor (+) oder hinter (—) dem Mittelpunkte des Hüftgelenkes; cm	Über der Verbindungslinie der Mittelpunkte des Hüftgelenkes; cm
3. Militärische Stellung ohne Gepäck bei präsentiertem Gewehr	+2.9	6.0
4. Feuerstellung, ohne Gepäck	+7.0	11.8
5. Stellung mit vorgehaltenem Gewehr, bei ausgestrecktem Arm	+7.7	10.0
6. Militärische Stellung mit vollem Gepäck und Gewehr über	—1.6	10.5
7. Feuerstellung mit vollem Gepäck	+1.5	13.2

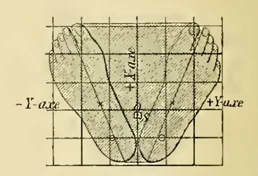
Die Unterstützungsfläche kann natürlich durch Entfernung der Füsse von einander beträchtlich vergrössert werden, und wir machen auch davon einen sehr ausgedehnten Gebrauch.

b. Das aufrechte Stehen.

Dass die Muskelthätigkeit für das aufrechte Stehen eine nicht zu unterschätzende Rolle spielt, folgt daraus, dass ein Mensch, welcher das Bewusstsein verliert, augenblicklich umfällt.



Figur 38. Die Unterstützungsfläche für die Normalstellung. ⊠ Schnittpunkt der Schwerlinie mit derselben. Nach Braune und Fischer.



Figur 39. Die Unterstützungsfläche für die bequeme Haltung. ⊠ Schnittpunkt der Schwerlinie mit derselben. Nach Braune und Fischer.

Jedoch ist die zum aufrechten Stehen notwendige Muskelthätigkeit merkwürdig gering, und die aufrechte Stellung wird, wie dies G. H. Meyer nachgewiesen hat, wesentlich durch die Spannung der Ligamente erzielt.

Bei der folgenden Darstellung werden wir den Rumpf und die oberen gerade herabhängenden Extremitäten als Ganzes betrachten und teilen also den Körper in folgende Abschnitte: 1) Kopf, 2) Rumpf, 3) die beiden Oberschenkel, 4) die beiden Unterschenkel, 5) die beiden Füsse. Dass bei der Betrachtung des Aufrechtstehens die beiden Oberschenkel u. s. w. als je eine Einheit aufgefasst werden, ist natürlich, da sie sich bei symmetrischen Stellungen genau in der gleichen Weise verhalten.

Der Kopf. Sitzt man gegen eine Rückenlehne bequem gestützt und schläft in dieser Stellung ein, so sinkt der Kopf gegen die Brust herab. Daraus folgt, dass der Schwerpunkt des Kopfes vor dessen Gelenkaxe liegt und dass das Aufrechttragen des Kopfes unter Mitwirkung der Nackenmuskulatur stattfindet.

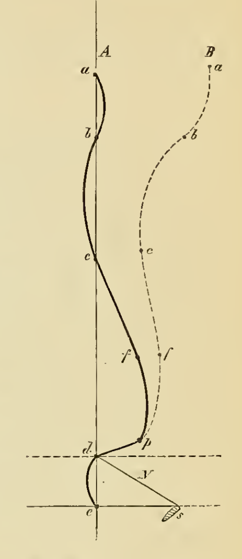
Für die aufrechte Stellung der Halswirbelsäule ist die Thätigkeit der Hals- und Nackenmuskeln sehr bedeutungsvoll.

Die Wirbelsäule an und für sich ist einem federnden, elastischen Stabe gleichzustellen. Wegen ihrer elastischen, fibro-kartilaginösen Zwischenscheiben und ihrer doppelten Krümmung wird ihre Tragkraft und ihre Widerstandsfähigkeit eine sehr grosse.

In sich selbst kann die Wirbelsäule sich aufrecht halten, wenn sie in solcher Weise aufgerichtet ist, dass die Belastung mit federndem Widerstande aufgenommen wird, und wenn zugleich die Lage der Schwerlinie eine solche ist, dass auch eine Verrückung derselben innerhalb gewisser Grenzen an dem Hauptverhältnis der Unterstützung nichts ändert.

Dieser Bedingung wird entsprochen, wenn die Schwerlinie hinter den unteren Lendenwirbeln herunterfällt. Es wird dann der ganze obere Teil der Wirbelsäule nach hinten hinuntergesenkt, bis die Spannung der Intervertebralscheiben zwischen den unteren Lendenwirbeln so gross geworden ist, dass sie einer weiteren Senkung eine Hemmung entgegenstellt. Die Lendenwirbelsäule trägt dann die Schwere des Rumpfes. Schwankungen in der Lage des Schwerpunktes können an diesem Verhältnis nichts stören, und die Haltung muss eine in sich ruhende sein, so lange der Bedingung genügt ist, dass die Schwerlinie hinter den unteren Lendenwirbeln herunter fällt.

Die in dieser Weise gestellte Wirbelsäule ist im Stande, die Schwerlast des Rumpfes mit Kopf und Armen aufzunehmen und federnd zu tragen. Es kommen aber auch Muskelwirkungen hinzu, wenigstens der Nackenmuskulatur, welche die Halskrümmung durch ihren Zug muss unterhalten helfen, und der Lendenmuskulatur, durch welche die betreffende Haltung erst hervorgebracht werden muss. Ist sie aber einmal hervorgebracht, so erhält sich diese militärische Haltung, nach der Auffassung Meyer's, durch sich selbst. Wird die betreffende Muskelthätigkeit nach dem Aufrichten, z. B. aus sitzender Stellung nicht angewendet, so entsteht eine zweite Art der Haltung, die sogen. nachlässige Haltung, bei welcher die Wirbelsäule nach vorne gelehnt ihre Stütze durch die Eingeweide, insbesondere die Baucheingeweide findet (vgl. Fig. 40). In diesem Falle fällt nämlich die Wirbelsäule nach vorne und nähert sich dem Becken. Das Zwerchfell wird dadurch auf die Baucheingeweide gedrückt und diese gegen die Bauchwand gedrängt. Diese Bewegung hört auf, so bald die Spannung der Bauchwandungen so gross wird, dass sie der in der Wirbelsäule wirkenden Schwere das Gleichgewicht halten kann.



Figur 40. Vordere Mittellinie der Wirbelsäule. Nach G. H. Meyer. *A*, militärische Haltung der Wirbelsäule. *B*, nachlässige Haltung. *a*, Tuberculum ant. atlantis; *b*, unterer Rand des VI. Halswirbels; *c*, oberer Rand des IX. Brustwirbels; *f*, unterer Rand des II. Lendenwirbels; *p*, Promontorium; *s*, Symphyse; *d*, Einknickungspunkt im III. Kreuzbeinwirbel; *e*, Steissbeinspitze.

Die gewöhnlich zu beobachtende Haltung der Wirbelsäule ist meistens eine Mittelform zwischen den beiden Extremen, noch häufiger ist ein Abwechseln zwischen der nachlässigen und der militärischen Stellung. Bei der gewöhnlichen Haltung kommen daher immer Muskelkräfte zur Wirkung, welche korrigierend auf die Stellung einwirken müssen.

Der Schwerpunkt des Rumpfes, des Kopfes und der Arme fällt bei der bequemen natürlichen Stellung ein klein wenig hinter die Verbindungslinie der Hüftgelenkmittelpunkte. Die Schwere ist daher bestrebt, den Rumpf im Hüftgelenke nach hinten umzudrehen. Dieser Drehung wird aber durch die Spannung des vor der Hüftaxe gelegenen, zwischen der Spina ilium anterior superior und Linea intertrochanterica anterior verlaufenden, Ligamentum ilio-femorale Halt geboten. Schwere und Bänderspannung, auf entgegengesetzten Seiten der durch die Mittelpunkte der Hüftgelenke gelegten Axe wirkend, halten sich demnach das Gleichgewicht.

Wenn aber der Schwerpunkt des Rumpfes mehr nach vorne rückt, so dass er wie bei der „Normalstellung“ senkrecht über die betreffende Axe zu liegen kommt (vgl. II, S. 53),

so ist das Gleichgewicht des Rumpfes ein labiles, und zur Erhaltung desselben müssen Muskelwirkungen mithelfen.

Bei dem soeben erwähnten stabilen Gleichgewicht des Rumpfes muss natürlich das Ligamentum ilio-femorale einen Zug in der Richtung seines Verlaufes ausüben, und zwar zerfällt dieser Zug in eine senkrecht nach oben gehende, und eine in horizontaler Richtung quergehende Komponente. Erstere kann nur helfen den Femurkopf nach oben zu in die Pfanne zu drücken.

Die horizontale Komponente des Zuges muss, da das Band vor dem Schenkelkopfe gelegen ist, den Trochanter und somit das ganze Femur nach vorn und innen zu ziehen suchen. Eine wirkliche Bewegung ist allerdings nicht möglich, da das Bein durch die stehende Stellung fixiert ist, es wird aber das Femur unter einen solchen rotatorischen Druck gestellt, dass eine entgegengesetzte rotatorische Bewegung nicht zu Stande kommen kann, ohne den Zug der in dem Kreuzbeine wirkenden Schwere des Rumpfes zu überwinden.

Dieser Umstand ist für die Haltung des Kniegelenkes im Stehen wichtig. Die Schlussrotation, welche am Ende der Kniestreckung eintritt, ist in dem Unterschenkel eine Drehung nach aussen, in dem Oberschenkel dagegen eine solche nach innen. Wenn nun durch das Ligamentum ilio-femorale dem Oberschenkel eine Rotation nach innen mitgeteilt wird, so muss derselbe dadurch bei gestrecktem Knie in die Schlussrotation gedrängt und in derselben gehalten werden. Vermöge der Gestaltung der Kniekondylen kann eine Beugung im Kniegelenk nicht ohne einige Rotation des Femur nach aussen stattfinden. Da diese aber durch die erwähnte Wirkung des Ligamentum ilio-femorale verhindert wird, so wird auch die Beugung im Kniegelenk vermieden, selbst wenn die Schwerlinie des Körpers hinter die Verbindungslinie der Kniegelenkmittelpunkte fällt. Die Mitwirkung der Streckmuskeln des Knies ist daher nicht notwendig, um den Körper in den Kniegelenken aufrecht zu erhalten, was auch daraus hervorgeht, dass das Ligamentum Patellae im Stehen weder verkürzt noch gespannt ist.

In weiterer Wirkung wird der mehrfach erwähnte rotatorische Druck durch das Femur auf die durch die Streckung mit ihm verbundene Tibia übertragen; diese letztere wird dadurch in eine solche Stellung gebracht, dass der hintere Rand des inneren Knöchels dem hinteren Rande des äusseren Knöchels mehr genähert wird. Der hintere schmälere Teil der Astragalusrolle wird dadurch so eingeklemmt, dass ein Vorwärtsfallen des Unterschenkels in dessen Gelenk gegen den Astragalus sehr erschwert wird. In derselben Richtung wirkt übrigens auch die Orientierung der Flexionsebene des Astragalus, welche mit derjenigen der anderen Seite einen nach vorn offenen Winkel von 60° bildet. Ein Vorwärtsfallen der Unterschenkel um die Astragalusrollen der beiden Füsse kann also nur dann stattfinden, wenn beide Kniee voneinander entfernt werden. Weil die Femurköpfe in der Hüftpfanne festgehalten sind, kann dies wiederum nur unter gleichzeitiger Beugung beider Kniegelenke geschehen. So lange diese aber gehemmt sind, ist ein Vorwärtsfallen des Beines um die Astragalusrollen gehemmt.

Jedoch müssen, um dem Vornüberfallen des Körpers im Fussgelenk vorzubeugen, auch die MM. gastrocnemius, soleus u. s. w. mitwirken.

Endlich wird noch, indem der rotatorische Druck von dem Unterschenkel auch noch auf den eingeklemmten Astragalus übertragen wird, der Kopf des letzteren kräftig gegen den inneren Fussrand gedrängt, wodurch das Fussgewölbe fest gespannt erhalten wird.

Diese Betrachtungen, welche zum grössten Teil Meyer entlehnt sind, zeigen also, dass die Zusammenfügung des Skeletts und dessen Bänder der Art ist, dass sie zur Erhaltung der aufrechten Stellung nur eine verhältnismässig geringe Muskelwirkung nötig hat. In aller Strenge gilt dies jedoch nur für ganz bestimmte Stellungen; insofern der aufrechtstehende Körper andere Lagen einnimmt, wodurch die Lage des Schwerpunktes der einzelnen Körperteile oder des Gesamtkörpers, sowie die

Spannung der Ligamente u. s. w. verändert wird, müssen die Muskeln in einem mehr oder minder beträchtlichen Grade zur Erhaltung der Stellung beitragen. Das Wichtige besteht jedenfalls darin, dass der Bau des Skeletts und dessen Bänder, für gewisse Stellungen wenigstens, die aktive Muskelwirkung auf ein Minimum zu beschränken scheint.

c. Das Sitzen.

Beim Sitzen ruht der Körper auf den beiden Sitzknorren. Hierbei werden zwei Lagen unterschieden, je nachdem die Lotlinie vom Schwerpunkt des Rumpfes nach vorn oder nach hinten von der Verbindungslinie der beiden Sitzknorren fällt. Im ersten Falle wird das Vornüberfallen des Rumpfes hauptsächlich durch Kontraktion der Glutaealmuskeln vermieden. Im zweiten Falle wird der Rumpf gegen eine Rückenlehne gestützt.

§ 5. Die Ortsveränderungen des Körpers.

a. Geschichtliches und Methodisches.

Das Gehen des Menschen ward schon von Gassendi und Borelli im 17. Jahrhundert untersucht, und ihre Untersuchungen wurden durch andere Forscher fortgeführt. Diese Arbeiten fanden einen vorläufigen Abschluss in dem grundlegenden Werk der Gebrüder W. und E. F. Weber über die Mechanik der Gehwerkzeuge (1836), auf welche Arbeit alle hierhergehörigen Forschungen bis in die neueste Zeit aufgebaut sind. Ein wesentlicher methodischer Fortschritt wurde durch die Anwendung der graphischen Methode beim Studium des Gehens erzielt (Marey und Carlet 1872) und ein noch grösseres, als Muybridge die Methode der Momentphotographie zum Studium der successiven Bewegungsphasen des Menschen und der Tiere benutzte. Diese Methode wurde als wissenschaftliches Untersuchungsmittel vor allem von Marey noch weiter vervollkommnet, dessen zahlreiche hierhergehörige Arbeiten schon im Jahre 1882 anfangen.

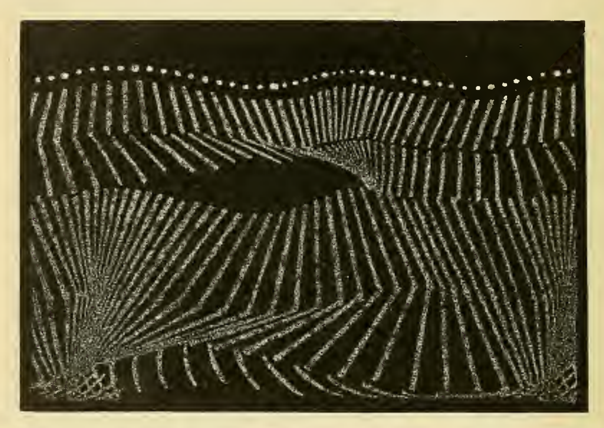
Eine eingehende Darstellung der von Marey geübten Methoden kann hier nicht gegeben werden. Als Beispiel seiner experimentellen Resultate sei auf die Figur 41 hingewiesen. Das Versuchsindividuum bewegte sich vor einem schwarzen Hintergrund und trug einen ganz schwarzen Anzug; in der Richtung der Längsaxen der Extremitäten und deren Unterabteilungen waren helle Streifen befestigt, wodurch allein diese auf die lichtempfindliche Platte einwirkten. Die Platte wurde nun in bestimmten Intervallen und jedesmal nur während 0.001 Sekunde vom Licht getroffen; auf derselben entstand dabei eine Reihe von nacheinanderfolgenden Bildern, welche die Stellungen der wichtigsten Körperabschnitte bei den verschiedenen Phasen des Schrittes wiedergeben.

Diese Methode ist von Braune und Fischer weiter ausgebildet worden. Bei den Photographien nach Marey erhalten wir die Lageveränderungen des Körpers in nur einer einzigen Ebene, der Ebene der Gangrichtung. Aus diesen können wir aber gar keine Einsicht erhalten über die seitlichen Bewegungen, welche der Körper ausführt. Um eine vollkommen genügende Kenntnis der Gangbewegung zu bekommen, sind mindestens zwei in möglichst von einander abweichenden Richtungen gleichzeitig gewonnene Projektionen erforderlich.

Braune und Fischer haben dies berücksichtigt, indem sie ihr Versuchsindividuum von rechts und links sowie von vorn rechts und von vorn links photographierten. Aus diesen Aufnahmen liessen sich dann die räumlichen rechtwinkligen Koordinaten ableiten.

Diese Methode setzt voraus, dass die verschiedenen Aufnahmen genau gleichzeitig erfolgen. Um dies zu erzielen, wurde folgendes Verfahren eingeschlagen. Das Versuchsindividuum war wie bei Marey mit einem schwarzen Anzuge bekleidet. An dem Anzuge waren lange, geradlinig ausgestreckte Geisslersche Röhren befestigt, welche sich an einigen Körperteilen, z. B. am Oberarm und Oberschenkel, zwischen den beiden das Glied begrenzenden Gelenken erstreckten, an anderen, z. B. am Unterarm, Unterschenkel und Fuss, von einem der beiden Gelenke bis über die Mitte des Gliedes hinausragten. Es wurden 11 Röhren verwendet, je eine für den Kopf, jeden der beiden Oberschenkel, Unterschenkel, Füsse, Oberarme und Unterarme (das Handgelenk wurde fixiert und die Hand zum Unterarme gerechnet).

Um die einzelnen Bewegungsphasen genau gleichzeitig zu erhalten, wurden die 11 Röhren in der Weise mit einander leitend verbunden, dass sie hintereinander in denselben Stromkreis eines grossen Ruhmkorff'schen Induktors eingeschaltet waren. Die Unterbrechung fand in genau gleichen Zeitintervallen statt, und zwar betrug die Zeit



Figur 41. Die Lageveränderungen der rechten Körperhälfte beim Gehen. Nach Marey. Von links nach rechts zu lesen.

zwischen zwei aufeinander folgenden, durch die Photographie aufgezeichneten Bewegungsphasen 0.0383 Sekunden.

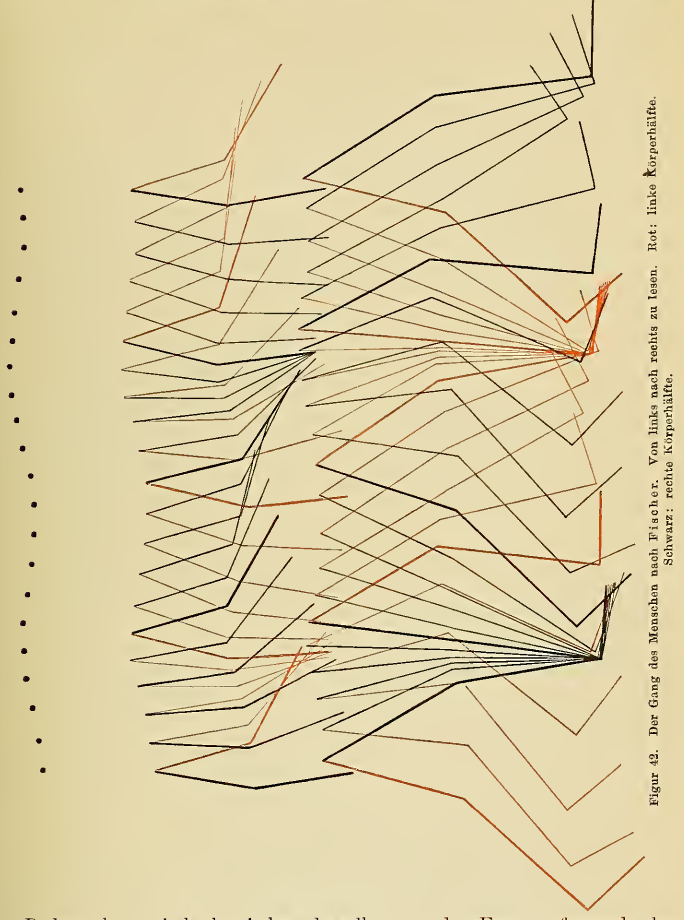
Aus den unmittelbar gewonnenen Versuchsresultaten hat Fischer die beim Gehen stattfindenden Bahnkurven der Gelenkmittelpunkte, des Kopfscheitelpunktes, des Fussschwerpunktes und der Fussspitze, sowie die Drehungen und Deformationen des Rumpfes u. s. w. hergeleitet.

b. Die allgemeinen Erscheinungen des Ganges.

Figur 42 stellt nach dem von Zimmermann nach den Angaben Fischer's gebauten Gangmodell die Lageveränderungen der einzelnen Körperteile beim Gehen dar; in demselben ist der Zeitraum eines Schrittes in genau zehn gleiche Teile zerlegt.

Bei jedem Schritt findet sich ein Moment, wo der Körper von dem einen z. B. dem rechten Bein unterstützt wird (Standbein), während das linke Bein schräg nach hinten geneigt ist. In diesem Moment bilden die beiden

Beine mit dem Boden ein rechtwinkeliges Dreieck, in welchem das linke Bein die Hypotenuse darstellt und der rechte Winkel zwischen dem Boden und dem rechten Bein eingeschlossen wird (vgl. Fig. 43). Hierbei ruht die ganze Sohle des rechten Fusses auf dem Boden. Darauf wird der rechte Fuss



Figur 42. Der Gang des Menschen nach Fischer. Von links nach rechts zu lesen. Rot: linke Körperhälfte. Schwarz: rechte Körperhälfte.

vom Boden abgewickelt, indem derselbe, von der Ferse anfangend, den Boden verlässt, bis er nur mit der Spitze der grossen Zehe denselben berührt. Zu gleicher Zeit wird das rechte Bein im Kniegelenk gebeugt, während es im Hüftgelenk fortfahrend gestreckt ist. Hierdurch wird der Schwerpunkt des Körpers eine gewisse Strecke in der Schrittrichtung nach vorn geschoben.

Während der rechte Fuss und das rechte Bein diese Bewegung ausführen, verlässt der linke Fuss den Boden, das linke Bein schwingt nach vorn, und der linke Fuss wird ein Stück vor dem rechten Bein mit der Ferse auf den Boden gestellt. Hierbei wird das linke Bein sowohl im Hüft- als im Kniegelenk gebeugt, wodurch das Gleiten des Fusses auf dem Boden vermieden wird. Darnach wird der ganze linke Fuss gegen den Boden gestemmt, das linke Bein wird senkrecht gestellt und macht nun seinerseits die gleichen Bewegungen wie soeben das rechte Bein, während dieses in derselben Weise wie soeben das linke nach vorne schwingt.

Beim Gehen sind also nie die beiden Füsse auf einmal vom Boden aufgehoben, und in einem gewissen Moment stehen beide mit demselben in Berührung (vgl. jedoch II, S. 63). Während eines anderen Momentes ruht der Körper beim Gehen nur auf dem einen Bein (Standbein), und infolgedessen wird der Schwerpunkt des Rumpfes bei jedem Schritt von der einen Seite zur anderen bewegt. Wegen der Beugung des Standbeines wird er ausserdem auch in vertikaler Richtung verschoben.

Zu dieser allgemeinen Beschreibung des Ganges füge ich nach Braune und Fischer eine nähere Darstellung der Einzelheiten (vgl. die Fig. 42) hinzu.

Die erste Bewegungsphase, welche in der Figur dargestellt ist, bezieht sich auf den Moment, in welchem das linke Bein den Boden verlässt, um nach vorn zu schwingen. Da ein Schritt durch 10 zeitlich gleichweit von einander entfernte Phasen dargestellt worden ist, so entspricht die 11. Phase dem Moment, in welchem das rechte Bein zu schwingen beginnt. Zwischen der 9. und 10. Phase setzt sich das linke Bein auf den Fussboden auf. Dementsprechend wird das rechte Bein zwischen der 19. und 20. Phase aufgesetzt.

Der Kopfscheitelpunkt wie die Schulterlinie[1]) und die Hüftlinie[2]) beschreiben je eine räumliche Kurve, welche sowohl in der Ansicht von der Seite, als in der Ansicht von oben, die Gestalt einer ziemlich regelmässigen Wellenlinie besitzt. Die Wellenlänge der vertikalen Wellenlinie ist gleich der einfachen, die der horizontalen Wellenlinie gleich der doppelten Schrittlänge.

Ferner sind auch Schwingungen der Schulterlinie und Hüftlinie um eine vertikale Axe zu erkennen. Beim Aufsetzen eines Beines ist immer die Hüftlinie auf die Seite des aufzusetzenden Beines am meisten nach vorn, die Schulterlinie dagegen fast am meisten nach hinten gedreht. Daraus geht hervor, dass sowohl die Hüftlinie als auch die Schulterlinie Schwingungen um eine vertikale Axe ausführt, deren Dauer gleich der doppelten Schrittdauer ist, und dass die Schwingungen der Schulterlinie immer in entgegengesetztem Drehungssinne stattfinden als die der Hüftlinie. Ausserdem führen die beiden Linien auch Schwingungen um eine Axe parallel der Gangrichtung aus.

Zu Anfang der Periode des Schwingens eines Beines wird das Kniegelenk noch mehr gebeugt, als es im Moment des Abhebens des Fusses vom Boden der Fall war. Darauf wird es gestreckt und zuletzt, kurz vor dem Aufsetzen des Beines wieder etwas gebeugt, so dass das Bein in etwas gebeugter Haltung auf den Boden auftritt. Während des Aufstehens des Beines ergiebt sich derselbe Wechsel der Bewegungen im Kniegelenk. Anfangs wird das letztere noch etwas mehr gebeugt, darauf gestreckt und zuletzt, bevor das Bein den Boden verlässt, wieder gebeugt.

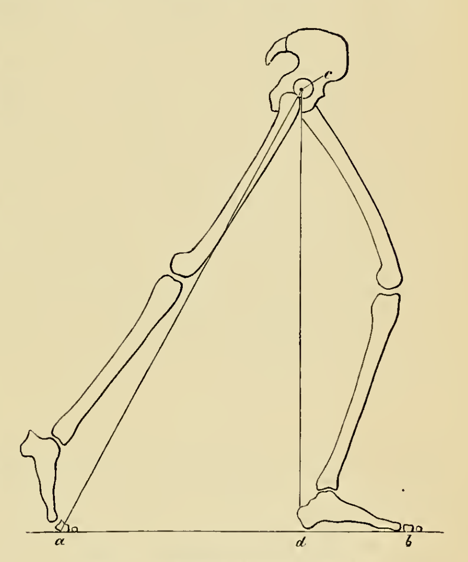
---

[1]) Schulterlinie = die Verbindungslinie der beiden Schultergelenkmittelpunkte.

[2]) Hüftlinie = die Verbindungslinie der beiden Hüftgelenkmittelpunkte.

c. Die Muskelthätigkeit beim Gehen.

Die beim Gehen geleistete Arbeit wird dazu verwendet, dem Körper mit Überwindung des Luftwiderstandes und der Reibung gegen den Fussboden eine gewisse Beschleunigung nach vorwärts zu erteilen, mit welcher als ein ausserordentlich wichtiger Faktor die in unzertrennbarem Zusammenhang mit dem Gehmechanismus stehenden Oscillationen des Schwerpunktes bei jedem Schritt verbunden sind. Was diese Veränderungen der Schwerpunktlage bedeuten, ist leicht einzusehen. Nach den Gebrüdern Weber betragen diese Schwankungen etwa 32 mm, was nach den späteren Messungen eher zu niedrig als zu hoch ist. Bei einem Körpergewicht von 70 kg ist also die hierauf verwandte Arbeit 2.24 kg-m, was pro 1000 Schritte eine Arbeit von 2240 kg-m beträgt.



Figur 43. Schema eines Schrittes. Nach Fick.

Aus der vorstehenden Darstellung folgt, dass die bei jedem Schritt stattfindende Arbeit eigentlich von dem Standbeine geleistet wird, denn dieses Bein schiebt durch seine Bewegungen den Rumpf vorwärts. Die daran sich anschliessende Schwingung des anderen Beines wird von den Gebrüdern Weber als eine wesentlich passive aufgefasst, und zwar würde dieses Bein wie ein Pendel nach vorn schwingen. Diese Ansicht findet eine gute Stütze darin, dass, nach den Messungen Weber's, die Schwingungsdauer des schlaff hängenden Beines mit der Schrittdauer bei derselben Person beim schnellsten Gehen sehr nahe zusammenfällt. Es scheint jedoch, dass auch die Muskeln hieran teilnehmen, obgleich in einem wenig erheblichen Grade. Erstens wird das schwingende Bein im Kniegelenk etwas gebeugt und dadurch das Gleiten des Fusses am Boden vermieden. Zweitens wird wohl auch im Anfang der Schwingung der Beuger des Oberschenkels (M. tensor fasciae latae) kontrahiert, um dem

schwingenden Beine die volle Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Rumpfes zu erteilen (Fick).

Andere, in erster Linie Duchenne, stellen sich dagegen vor, dass die Bewegung des schwingenden Beines in einem viel grösseren Grade durch aktive Muskelwirkung stattfindet.

Für die Weber'sche Auffassung spricht noch der Umstand, dass die Dauer eines Schrittes beim möglichst natürlichen Gehen bei verschiedenen Individuen von der Körperlänge, oder richtiger von der Länge des Beines sehr abhängig ist und zwar so dass sie, gleich wie es bei der Pendelbewegung der Fall ist, um so länger ist, je länger die Beine sind. Auf der anderen Seite ist die Schrittlänge bei kleinen Individuen geringer als bei grossen. Kleine Individuen machen daher schnellere und kürzere Schritte als grosse, und wenn ein langer und ein kurzer Mensch dasselbe Schritttempo einhalten wollen, kann dies nur durch einen besonderen Willensakt geschehen, und man bemerkt ohne Schwierigkeit, dass dieses Gehen viel anstrengender ist als das so zu sagen unbewusst erfolgende.

Die Schrittdauer kann dadurch beeinflusst werden, dass die Abwicklung des Fusses des Standbeines willkürlich verändert wird. Die kürzeste Schrittdauer ist die, wenn der Fuss des Standbeines in demselben Augenblick den Boden verlässt, wo das schwingende Bein den Boden trifft: in diesem Falle ruht der Körper immer nur auf einem Bein. Bei langsamem Gange ist die Dauer der Abwicklung länger als die Schwingungsdauer und infolgedessen finden sich hier Momente, bei welchen beide Füsse gleichzeitig den Boden berühren.

Die Schrittlänge ist noch davon abhängig, wie hoch die Schenkelköpfe getragen werden. Als Schrittlänge bezeichnet man die Entfernung entsprechender Punkte zweier aufeinander folgender Fussspuren, also in Figur 43 die Entfernung a—b. Die Figur stellt den Augenblick dar, wo das hinten angestemmte Bein das Maximum seiner Länge durch Streckung aller Gelenke erreicht hat und im Begriffe ist, vom Boden gehoben zu werden. Das Standbein ist im Kniegelenk gebogen und ist also kürzer als das hinten angestemmte. Es sei s die Schrittlänge, l die Länge des gestreckten Beines, $(l-x)=h$ die vertikale Höhe des gebogenen Standbeines sowie f die konstante Länge der Fusssohle; wir erhalten dann:

$$s = \sqrt{l^2 - h^2} + f$$

Da l und f bei einem und demselben Individuum konstant sind, so folgt aus der Formel, dass die Schrittlänge bei einem und demselben Individuum um so grösser wird, je kleiner h ist, d. h. je tiefer die Schenkelköpfe getragen werden.

Die Länge und die Dauer eines Schrittes variieren also sehr erheblich. Im allgemeinen kann erstere auf etwa 0.66 m, letztere auf etwa 0.6 Sekunden geschätzt werden.

d. Das Laufen.

Das Laufen unterscheidet sich vom Gehen wesentlich dadurch, dass die Dauer der Abwicklung kürzer als die Schwingungsdauer ist; infolgedessen giebt es Augenblicke, wo keiner der Füsse den Boden berührt und also der Körper in der Luft schwebt.

e. Das Schwimmen.

Das specifische Gewicht des Körpers ist — auch unter Bezugnahme auf die in den Lungen und dem Verdauungsrohr eingeschlossenen Gase — grösser als dasjenige des Wassers. Daher sinkt der Körper, wenn er ins Wasser kommt, mehr oder weniger

schnell unter die Oberfläche. Dem wird durch die Schwimmbewegungen entgegengewirkt, welche bezwecken, den Körper durch einen nach unten gerichteten Druck aus dem Wasser zu heben. So leicht beweglich das Wasser auch ist, so leistet es doch einen gewissen Widerstand, wodurch es durch die Schwimmbewegungen möglich wird, den Körper am Sinken zu verhindern. Ganz in derselben Weise wird der Körper durch geeignete Bewegungen im Wasser vorwärts getrieben.

Dem Hinuntersinken des Körpers wird um so leichter entgegengewirkt, je fettreicher er ist, denn das Fett ist specifisch leichter als das Wasser; je mehr luftgefüllt die Lungen sind; je reicher an Salz das Wasser ist, denn das specifische Gewicht des Wassers nimmt bei steigendem Salzgehalt zu.

Litteratur. W. Biedermann, Elektrophysiologie. Jena 1895. — W. Braune und O. Fischer, mehrere Arbeiten in den Abhandlungen der mathem.-phys. Classe d. königl. sächs. Gesellsch. der Wissenschaften, 1885—1897. — A. Fick, Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit. Leipzig 1882. — O. Fischer, im Archiv f. Anat. und Physiol., anat. Abt., 1896. — E. J. Marey, Développement de la méthode graphique par l'emploi de la photographie. Paris 1885. — G. H. Meyer, Die Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes. Leipzig 1873. — A. Mosso, Die Ermüdung. Leipzig 1892.

SECHZEHNTES KAPITEL.

Über die Sinnesempfindungen im allgemeinen.

Erster Abschnitt.

Die qualitativen Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung.

Unsere Kenntnis der uns umgebenden äusseren Welt erhalten wir nur durch unsere Sinne.

Der Tastsinn in weitester Bedeutung lehrt uns, die Beschaffenheit der Gegenstände zu erkennen, die in Berührung mit unserem Körper kommen, und teilt uns Nachrichten über die Temperatur dieser wie auch entfernterer Gegenstände mit.

Durch den Geschmackssinn können wir gewisse Eigenschaften bei Substanzen unterscheiden, welche die Gelegenheit haben, auf unser Geschmacksorgan einzuwirken.

Im Geruchssinn haben wir einen Sinn, der es uns ermöglicht, die Beschaffenheit der Luft in gewisser Beziehung zu beurteilen; bei gewissen Tieren hat der Geruchssinn dadurch eine sehr grosse Bedeutung, dass er es erlaubt, eine Beute oder einen Feind schon in weiter Entfernung zu erkennen.

Mit dem Gehörsinn empfinden wir die Schwingungen fester, flüssiger und gasförmiger Körper, welche unser Ohr treffen. Durch diesen Sinn erhalten wir nicht allein von dem Kenntnis, was in unserer unmittelbaren Nähe vorgeht, sondern auch von dem, was in weiter Entfernung von uns geschieht.

Auf eine noch weitere Entfernung erstreckt sich der Gesichtssinn: durch denselben können wir bis in die grösste Ferne eindringen, von wo her nur Lichtstrahlen unser Auge treffen können.

Die Gesamtheit unserer Empfindungen [1]) ist aber nicht mit den durch die genannten Sinne vermittelten Nachrichten von der Aussenwelt erschöpft.

---

[1]) Als Empfindung bezeichnen wir den einfachsten, nicht mehr zerlegbaren Zustand unseres Bewusstseins. Eine dieser Definition entsprechende Empfindung dürfte aber kaum existieren, denn sogar bei den allereinfachsten bewussten Vorgängen weist die psychologische Analyse nach, dass sie in der That aus mehreren einfachen Empfindungen zusammengesetzt sind. Die an sich einfache Empfindung des Süssen z. B. ist wohl

Von allen Organen des Körpers werden durch die zugehörigen centripetalen Nerven Nachrichten von dem Zustand und den Vorgängen in denselben dem centralen Nervensystem überliefert. Unter diesen dringen einige gar nicht zum Bewusstsein, sondern wirken nur unter Mitwirkung der niederen Teile des centralen Nervensystems auf die Verrichtungen des Körpers regelnd ein. Andere von diesen Nachrichten kommen zum Bewusstsein und verursachen mehr oder weniger deutlich hervortretende Empfindungen. Hierher gehört vor allem der Schmerz; ferner die Empfindungen, durch welche wir Kenntnis von der Lage unseres Körpers und seiner einzelnen Teile, wie von dem Umfang derer Bewegungen und der Stärke der Muskelkontraktion erhalten, kurz diejenigen Empfindungen, welche im allgemeinen als dem Bewegungssinn zugehörig zusammengefasst werden. Auch die von anderen inneren Organen, von dem Herzen, dem Magen, den Därmen, der Harnblase u. s. w. ausgelösten Empfindungen gehören hierher. Diese Empfindungen treten nur dann schärfer hervor, wenn sie aus irgend welcher Ursache besonders lebhaft geworden sind, in welchem Falle sie sich durch einen zuweilen sehr heftigen Schmerz auszeichnen. In der Regel sind sie aber ganz unbestimmt und machen sich nur bei der allgemeinen Gefühlsstimmung geltend, welche je nach der verschiedenen Beschaffenheit dieser vagen Empfindungen vielfach und in verschiedener Richtung variieren kann und, trotz ihres nur ganz schwach ausgeprägten Charakters, doch unser ganzes Wesen, unser ganzes Thun und Lassen in einem oft sehr bedeutenden Grade zu beeinflussen vermag.

Es ist eine der wichtigsten Thatsachen der gesamten Sinnesphysiologie, dass unsere bewussten Empfindungen, welcher Art sie auch sein mögen, nicht in denjenigen Organen entstehen, woselbst die hierbei mitbeteiligten centripetalen Nerven sich verteilen und auf welche die Reize einwirken. Die Lichtempfindung entsteht also nicht in dem Auge, die Gehörempfindung nicht in dem Ohre u. s. w.

Die peripheren Sinnesorgane, sowie überhaupt die peripheren Endigungen der centripetalen Nerven bezwecken einzig und allein, die Reize, welche sie treffen, auf die zugehörigen Nerven zu übertragen. Durch die betreffenden Nerven pflanzt sich die ausgelöste Erregung nach den Centralorganen fort, und erst durch die im Gehirn ausgelöste Thätigkeit entsteht die bewusste Empfindung. Je nachdem der eine oder andere centripetale Nerv erregt wird, wird die eine oder andere Stelle des Gehirns primär in Thätigkeit versetzt. Bei der Reizung verschiedener centripetaler Nerven arbeiten also wesentlich verschiedene Stellen des Gehirns (vgl. Näheres in Kap. XXIII).

Wie vermag ein im Gehirn ausgelöster materieller Prozess eine bewusste Empfindung auszulösen?

immer mit der Empfindung verbunden, dass wir irgend etwas im Mund haben; die Empfindung einer Farbe wird ebenso durch die Projektion derselben zu einem gewissen Ort der äusseren Welt kompliciert u. s. w. Wir werden diese Vorgänge im Bewusstsein als Vorstellungen bezeichnen.

Die Philosophen haben zu allen Zeiten versucht, diese Frage zu beantworten. Da wir dieselbe hier nur von rein naturwissenschaftlichem Standpunkt aus erörtern, können wir uns nicht auf die philosophischen Betrachtungen einlassen. Rein naturwissenschaftlich wird wohl diese Frage nimmer beantwortet werden können, denn sie ist, wie dies vor allem du Bois-Reymond nachgewiesen hat, in der That transcendentaler Natur.

Wenn unser Naturerkennen so weit fortgeschritten wäre, dass es alle Bewegungen des Weltalls in Bewegungen der Atome aufgelöst und also unsere Naturerklärung zu der Mechanik der Atome zurückgeführt hätte, so würden wir natürlich dadurch im Stande sein, auch die bei bestimmten geistigen Vorgängen stattfindenden Bewegungen der Atome in unserem Gehirn ganz genau zu präcisieren. So befriedigend diese Kenntnis auch wäre, so würde sie doch über den Zusammenhang dieser Bewegungen der Gehirnatome mit den für uns ursprünglichen, nicht mehr definierbaren Thatsachen, wie: ich fühle Wohlbehagen, ich fühle Schmerz und den daraus unmittelbar hervorgehenden Satz „ich denke, also bin ich“ keinen Aufschluss geben können. Das heisst, es ist unmöglich, naturwissenschaftlich zu begreifen, wie das Bewusstsein und der Gedanke aus dem Zusammenwirken der Atome entstehen, ja wir könnten uns eine andere, der unserigen ganz ähnliche Welt vorstellen, in welcher alles genau so als in unserer Welt passiert wäre, wo aber kein Bewusstsein, kein Gedanke vorhanden gewesen wäre, und doch würde die soeben erwähnte Mechanik der Atome für diese Welt ebenso gültig wie für die unserige sein. Vgl. du Bois-Reymond, Die Grenzen des Naturerkennens. Leipzig.

In welchem Sinne entsprechen unsere von den äusseren Reizen hervorgerufenen Empfindungen der Wirklichkeit?

Auf dieses Problem stossen Philosophie und Naturwissenschaft von zwei entgegengesetzten Seiten, es ist eine gemeinsame Aufgabe beider [1]). Die erstere, welche die geistige Seite betrachtet, sucht aus unserem Wissen und Vorstellen alles auszuscheiden, was von den Einwirkungen der Körperwelt herrührt, um rein hinzustellen, was der eigenen Thätigkeit des Geistes angehört. Die Naturwissenschaft im Gegenteil sucht abzuschneiden, was Definition, Bezeichnung, Vorstellungsform, Hypothese ist, um rein übrig zu behalten, was der Welt der Wirklichkeit angehört, deren Gesetze sie sucht. In der Theorie der Sinnesempfindungen kann der Naturforscher diesen Fragen erst recht nicht aus dem Wege gehen.

Unter den Sinnesempfindungen verschiedener Art kommen zwei verschiedene Grade des Unterschiedes vor. Der am tiefsten eingreifende ist der Unterschied zwischen Empfindungen, die verschiedenen Sinnen angehören, wie zwischen blau, süss, warm, lauttönend. Dieser Unterschied wird als Unterschied in der Modalität der Empfindung bezeichnet. Derselbe ist so eingreifend, dass er jeden Übergang vom einen zum andern, jedes Verhältnis grösserer oder geringerer Ähnlichkeit ausschliesst. Ob z. B. süss dem Blau oder Rot ähnlicher sei, kann man gar nicht fragen. — Die zweite Art des Unterschiedes dagegen, die minder eingreifende, ist die zwischen verschiedenen Empfindungen desselben Sinnes; Helmholtz beschränkt auf ihn die Bezeichnung eines Unterschiedes der Qualität. Innerhalb desselben

[1]) Die folgende Darstellung ist im wesentlichen eine Wiedergabe der Ansichten Helmholtz' (Die Thatsachen in der Wahrnehmung. Berlin 1879).

Sinnes ist Übergang und Vergleichung möglich. Vom Blau können wir durch Violett und Karminrot in Scharlachrot übergehen und z. B. aussagen, dass Gelb dem Orangerot ähnlicher sei als dem Blau.

Die Erfahrung ergiebt nun, dass der tief eingreifende Unterschied zwischen verschiedenen Sinnen ganz und gar nicht abhängt von der Art des äusseren Eindruckes, durch den die Empfindung erregt ist, sondern ganz allein und ausschliesslich bestimmt wird durch den Sinnesnerven, der von dem Eindrucke getroffen worden ist.

Die Physik betrachtet das Licht als äusserst schnelle Vibrationen in einem hypothetischen, unwägbaren Medium, dem Äther, welches durch den ganzen Weltraum verbreitet ist. Wenn diese Ätherschwingungen unsere Netzhaut treffen, so wird diese dadurch erregt und ruft ihrerseits im Gehirn eine Erregung hervor, welche in unserem Bewusstsein eine Lichtempfindung erzeugt.

Diese Lichtempfindung hat aber nicht die geringste Ähnlichkeit mit den unendlich zahlreichen Vibrationen, welche die objektive Erscheinung des Lichtes konstituieren. Schon dies bezeugt ziemlich deutlich, dass die Empfindung hinsichtlich ihrer Art mit ihrer äusseren Ursache nicht übereinstimmen kann.

Dies wird durch folgendes endgültig bewiesen.

Wenn wir auf das Auge einen Druck ausüben, so erhalten wir, auch wenn dies im tiefsten Dunkel stattfindet, eine Lichtempfindung, die sich durch ein brillantes Farbenspiel charakterisiert. Ein Schlag auf das Auge ruft einen Lichtblitz hervor.

Hier begegnen wir also einer völlig typischen Lichtempfindung, und dabei ist gar kein Licht in das Auge gelangt. In diesem Fall ist also die Lichtempfindung unzweifelhaft davon abhängig, dass der Sehnerv durch den auf das Auge ausgeübten Eingriff erregt worden ist.

Ganz dasselbe ist der Fall, wenn ein elektrischer Strom durch das Auge geleitet wird; auch hier bekommen wir, ohne Licht, eine Lichtempfindung.

Da nun also Empfindungen von ganz derselben Beschaffenheit durch drei völlig verschiedene Reizarten — wie Licht, mechanische Reizung und Elektricität — ausgelöst werden, so ist es einleuchtend, dass die Empfindung ihrem Charakter nach in keinerlei Weise mit der äusseren Ursache, von welcher sie hervorgerufen worden ist, übereinstimmen kann.

Diese Folgerung wird durch Erfahrungen bestätigt, welche zeigen, dass eine und dieselbe äussere Ursache, je nachdem sie verschiedene Sinnesorgane trifft, ganz verschiedenartige Empfindungen hervorruft.

Ein Druck auf die Haut ruft eine Empfindung von Druck oder Berührung hervor; ein Druck auf das Auge löst eine Lichtempfindung aus. — Wenn leuchtende Strahlen das Auge treffen, so entsteht eine Lichtempfindung, während dieselben Strahlen, wenn sie in genügender Stärke die Haut treffen, eine Wärmeempfindung hervorrufen. — Die Empfindung, welche durch einen elektrischen Strom ausgelöst wird, hat einen vollkommen anderen Charakter, je nachdem der Strom dem Auge oder der Haut zugeführt wird.

Wie die Empfindungen im Gehirn entstehen, so erhalten sie auch ihren eigentümlichen Charakter von uns selber.

Da nun eine Lichtempfindung, in welcher Weise sie auch hervorgerufen werden mag, doch in letzter Hand von einem materiellen Prozess in unserem Gehirn bedingt ist, so leuchtet es ein, dass Lichtempfindungen auch in dem Falle entstehen können, wenn weder das Auge noch der Sehnerv erregt wird, sondern diejenige Stelle des Gehirns, welche bei jedem derartigen Prozess in Thätigkeit versetzt wird, durch Veränderung der Blutzufuhr oder durch irgend welche andere Umstände unmittelbar gereizt wird.

Hierin liegt die Ursache der Gesichtshallucinationen. Für unsere subjektive Auffassung ist es ganz einerlei, in welcher Weise die betreffende Stelle unseres Gehirns in Thätigkeit versetzt wird — ob dies mittelbar vom Sehnerven aus oder unmittelbar durch irgend welchen im Gehirn selbst stattfindenden Prozess geschieht. Unter solchen Umständen muss die im letztgenannten Fall entstandene Gesichtsempfindung, die Hallucination, für das davon betroffene Individuum ganz denselben Charakter von Wirklichkeit haben wie diejenigen Gesichtsempfindungen, welche in normaler Weise durch die Einwirkung des Lichtes auf die Netzhaut entstehen.

Was ich über die Gesichtsempfindungen bemerkt habe, ist selbstverständlich auch für die übrigen Sinnesempfindungen gültig.

Obgleich alle unsere Empfindungen, einschliesslich der Organgefühle, im Gehirn entstehen, werden dieselben von unserem Bewusstsein nicht zum Gehirn, sondern nach aussen, entweder nach Teilen unseres Körpers, die ausserhalb des Gehirns liegen, oder in den uns umgebenden Raum projiciert. Solcher Art verlegen wir die Gefühlsempfindungen nach der Haut, die Geschmacksempfindungen in die Zunge, die Geruch- und die Gehörempfindungen in der Regel in den umgebenden Raum, in Ausnahmefällen aber nach den äusseren Organen des Geruchs und des Gehörs; die Gesichtsempfindungen werden immer in den äusseren Raum verlegt.

Auch die Nachrichten, welche durch centripetale Nerven über den Zustand in unserem eigenen Körper dem centralen Nervensystem vermittelt werden, werden zum grossen Teil in verschiedene Körperorgane projiciert. Am deutlichsten findet dies bei Schmerzen sowie bei den Muskel- und Bewegungsempfindungen statt; aber auch andere Organempfindungen werden nach peripheren Organen verlegt, wie z. B. die Durstempfindung in den Rachen, die Hungerempfindung in den Magen u. s. w.

Diejenigen Empfindungen endlich, welche den allgemeinen Gefühlston unserer Stimmung geben, werden allerdings im allgemeinen in kein bestimmtes Organ projiciert, indessen werden auch sie nicht ins Gehirn verlegt, sondern stellen eine allgemeine, den ganzen Körper durchziehende eigentümliche Entität dar, welche sich je nach ihrer verschiedenen Beschaffenheit als Herabstimmung, Kraftgefühl, Übelsein, Wohlsein u. s. w. unserer subjektiven Auffassung darstellt.

Aus diesem allen folgt, dass insofern die Beschaffenheit unserer Empfindung uns von der Eigentümlichkeit der äusseren Einwirkung, durch welche sie erregt wird, eine Nachricht giebt, sie als ein Zeichen derselben, nicht aber als ein Abbild gelten kann. Denn vom Bilde verlangt man irgend eine Art von Gleichheit mit dem abgebildeten Gegenstande, ein Zeichen aber braucht gar keine Ähnlichkeit mit dem zu haben, dessen Zeichen es ist. Die Beziehung zwischen beiden beschränkt sich darauf, dass das gleiche Objekt, unter gleichen Umständen zur Einwirkung kommend, das gleiche Zeichen hervorruft, und dass also ungleiche Zeichen immer ungleicher Einwirkung entsprechen.

Der populären Meinung gegenüber, welche die volle Wahrheit der Bilder annimmt, die uns unsere Sinne von den Dingen liefern, mag dieser Rest von Ähnlichkeit, den wir anerkennen, sehr geringfügig erscheinen. In Wahrheit ist er es aber nicht; denn mit ihm kann noch eine Sache von der allergrössesten Tragweite geleistet werden, nämlich die Abbildung der Gesetzmässigkeit in den Vorgängen der wirklichen

Welt. Jedes Naturgesetz sagt aus, dass auf Vorbedingungen, die in gewisser Beziehung gleich sind, immer Folgen eintreten, die in gewisser anderer Beziehung gleich sind. Da Gleiches in unserer Empfindungswelt durch gleiche Zeichen angezeigt wird, so wird der naturgesetzlichen Folge gleicher Wirkungen auf gleiche Ursachen auch eine ebenso regelmässige Folge im Gebiete unserer Empfindungen entsprechen.

Wenn also unsere Sinnesempfindungen in ihrer Qualität auch nur Zeichen sind, deren besondere Art ganz von unserer Organisation abhängt, so sind sie doch nicht als leerer Schein zu verwerfen, sondern sie sind eben Zeichen von etwas, sei es etwas Bestehendem oder Geschehendem, und was das wichtigste ist, das Gesetz dieses Geschehens können sie uns abbilden.

Die Beschaffenheit der Empfindung erkennt also die Physiologie als blosse Form der Anschauung an. An sich hat die Empfindung, wie wir dies nach du Bois-Reymond schon ausgeführt haben, einen transcendentalen Charakter. Da nun die Erfahrung bestätigt, dass die Reizung verschiedener centripetaler Nerven verschiedene Empfindungen hervorruft, da wir ferner wissen, dass die Empfindung nicht durch die Erregung des peripheren Sinnesorganes oder durch die der centripetalen Nerven, sondern durch die Thätigkeit des Gehirns, als Korrelat derselben entsteht, und da die Forschung endlich nachgewiesen hat, dass die verschiedenen centripetalen Nerven in verschiedenen Feldern der Grosshirnrinde endigen, welche ihrerseits mit anderen Gehirnteilen in nervöser Verbindung stehen, so folgt daraus, dass die besonderen Eigenschaften der Empfindung von den Eigenschaften der erregten Gehirnteile bedingt sind. In dieser Meinung werden wir die Lehre von den spezifischen Sinnesenergien hier auffassen.

Nicht allein die verschiedenen Modalitäten unserer Empfindungen, sondern auch die verschiedenen Qualitäten innerhalb einer und derselben Modalität hängen in der hier dargestellten Weise von der Erregung gewisser besonderer Nervenzellen oder Komplexe von Nervenzellen ab, wie wir später näher auszuführen Gelegenheit haben werden.

Können wir aber bestimmt sagen, dass die Erregung bestimmter Gehirnteile immer eine und dieselbe, qualitativ gleiche Empfindung hervorrufen muss? Von dem Standpunkte unseres jetzigen Wissens aus lässt sich diese Frage nicht ganz bestimmt beantworten. Um dies zu thun, wäre es erstens notwendig, dass die Erregung eines und desselben centripetalen Nerven nie andere als quantitative Verschiedenheiten darböte: denn wenn auch qualitative Verschiedenheiten der Nervenerregung stattfinden sollten, so könnten ja dadurch Differenzen in Bezug auf die Erregung der entsprechenden Rindenfelder hervorgerufen werden. Über solche qualitative Differenzen der Nervenerregung wissen wir aber zur Zeit nichts.

Ferner könnte auch der jeweilige Zustand des Rindenfeldes für das qualitative Resultat der Reizung von Bedeutung sein. Wir haben, wenn auch nicht vollgültige Beweise, so doch Thatsachen, die es wenigstens wahrscheinlich machen, dass ein Nervencentrum, wenn es in Thätigkeit ist, bei einer ihm zugeführten Reizung in Ruhe übergeht, während dasselbe Centrum bei Reizung während seiner Ruhe thätig wird. Es könnte dies auch mit den Gehirnteilen, welche die bewussten Empfindungen vermitteln, der Fall sein, und es ist nicht undenkbar, dass die durch diese verschiedenen Zustände verursachten Empfindungen verschiedener Art sein könnten, und dass also ein und dasselbe Rindenfeld zweierlei qualitativ verschiedene Empfindungen verursachen könnte.

Wie es hiermit auch sein mag, die qualitativen Eigenschaften unserer Empfindungen stehen jedenfalls in einem unauflöslichen Zusammenhang mit den Gehirnteilen, deren Erregung sie ihr Entstehen verdanken.

Die peripheren Sinnesorgane, besonders die der sogen. höheren Sinne, sind speziell darauf eingerichtet, von gewissen Energieformen erregt werden zu können. Jedes verschiedene Sinnesorgan bevorzugt also gewisse Energieformen, und es ist sehr wahrscheinlich, dass während der Stammesentwicklung der Tiere sich diese Sinnesorgane allmählich für die adäquate Reizform abgepasst haben, wobei unter der Einwirkung der also bevorzugten Reizform die zugehörigen Nervencentren sich ebenfalls allmählich differenziert haben.

Eine kritische Übersicht der hierher gehörigen Litteratur findet sich bei R. Weinmann, Die Lehre von den spezifischen Sinnesenergien. Hamburg u. Leipzig 1895.

Zweiter Abschnitt.

Die quantitativen Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung.

Damit ein äusserer Reiz überhaupt eine Empfindung hervorzurufen vermag, muss seine Stärke eine gewisse untere Grenze übersteigen. Diese Grenze wird nach Herbart als Schwellenwert des Reizes bezeichnet. Wenn der Reiz von dieser Stärke aus gesteigert wird, so wird auch die Empfindung eine stärkere. Hierbei zeigt sich aber der bemerkenswerte Umstand, dass während die Stärke des äusseren Reizes in das unendliche gesteigert werden kann, die Stärke der Empfindung eine gewisse obere Grenze niemals überschreitet: dieses Maximum der Empfindung tritt schon bei einer verhältnismässig geringen Reizstärke ein, und eine weitere Steigerung des Reizes bewirkt nicht nur nicht eine quantitative Zunahme der Empfindung, sondern ruft im Gegenteil — und zwar in einem um so höheren Grade, je stärker der Reiz wird — eine baldige Ermüdung und Erschöpfung des peripheren Sinnesorgans hervor.

Zwischen dem so definierten Minimum und Maximum rufen die Variationen der Reizstärke Variationen in der Intensität der Empfindung hervor. Wir haben nun zu erörtern, inwiefern in quantitativer Hinsicht irgend welche gesetzmässige Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung aufgestellt werden können.

§ 1. Das Weber'sche Gesetz.

Wenn es gilt die quantitativen Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung festzustellen, stossen wir auf eine grosse Schwierigkeit. Wir können betreffend alle Arten von Sinnesempfindungen sagen, dass eine gewisse Empfindung stärker oder schwächer sei als eine andere Empfindung desselben Sinnes; wie viel stärker oder schwächer sie aber ist, darüber können wir nichts aussagen, denn jede Empfindung bildet ein Ganzes für sich und

kann nicht als Summe von mehreren Empfindungen dargestellt werden. Wenn z. B. eine weisse Fläche von 1 Kerze oder von n Kerzen beleuchtet ist, so können wir allerdings sagen, dass die Empfindung im zweiten Falle stärker ist als im ersten Falle; um wie viel die stärkere Empfindung stärker ist als die schwächere, lässt sich aber nicht entscheiden.

Das Verhältnis zwischen Reizstärke und Intensität der Empfindung lässt sich also nicht dadurch bestimmen, dass man einige beliebige Reize und die von diesen hervorgerufenen Empfindungen einfach einander gegenüberstellt. Dagegen kann man zu einem gewissen Grade wenigstens dem hier aufgestellten Problem näher treten, wenn man untersucht, wie viel sich ein gegebener Reiz verändern muss, damit eine deutliche Veränderung in der Intensität der Empfinduug bemerkbar wird. E. H. Weber, der die ersten hierhergehörigen Beobachtungen machte (1831), stellte auf Grund derselben folgendes Gesetz auf, welches später nach seinem Urheber das Weber'sche Gesetz genannt worden ist: der Zuwachs des Reizes, welcher eine eben merkliche Änderung der Empfindung hervorbringen soll, muss zu der Reizgrösse, zu welcher er hinzukommt, immer in demselben Verhältnis stehen.

Hat man also dem Gewichte 1 ein Gewicht $^1/_3$ zuzulegen, damit man bei subjektiver Schätzung die zweite Belastung eben merkbar stärker als die erste finden soll, so muss nach dem Weber'schen Gesetz bei einer Initialbelastung von 10 das hinzuzulegende Gewicht $= {}^{10}/_3$ sein, damit der Unterschied zwischen beiden hervortrete.

§ 2. Die Reizschwelle bei verschiedenen Sinnesorganen.

Bevor ich zur Darstellung der experimentellen Prüfungen des Weber'schen Gesetzes übergehe, werde ich einige Angaben über die Reizschwelle bei den wichtigsten Sinnesorganen zusammenstellen.

a. Druckempfindungen.

Es ist von vornherein klar, dass der Schwellenwert der Reizung sowohl von der Grösse der Belastung, als von der Grösse der getroffenen Fläche, von der gewählten Hautstelle und von der Geschwindigkeit, mit welcher die Belastung stattfindet, abhängig ist. v. Frey hat eine Methode ersonnen, welche es erlaubt, diese Variabeln nach Belieben zu verändern, und ist dabei zu den folgenden Ergebnissen gelangt. Als Belastungsschwelle bezeichnen wir dasjenige Gewicht, welches unter den gegebenen Umständen gerade noch eine Druckempfindung hervorzurufen vermag.

Die Steilheit der Belastung, d. h. die Geschwindigkeit, mit welcher die Druckzunahme erfolgt, übt bei geringen Werten derselben einen sehr deutlichen Einfluss aus. Bei einer Belastungszunahme von 0.75 g in 1 Sekunde betrug die Belastungsschwelle für eine Oberfläche von 21.2 qmm (Daumenballen) 2.5 g, um bei einer Belastungsgeschwindigkeit von 4.4 g in 1 Sekunde auf 0.33 g, und bei einer von mehr als 5 g in 1 Sekunde auf 0.25 g herabzusinken. Belastungsgeschwindigkeiten, welche den letzteren Wert übersteigen, gewinnen nur wenig an Wirksamkeit, so dass es keinen deutlichen Unterschied macht, ob die Geschwindigkeit 5 oder 6 g in der Sekunde beträgt.

Wenn bei konstanter Belastungsgeschwindigkeit die Grösse der gereizten Hautstelle verändert wird, so bedarf es zur Auslösung einer Empfindung für die grosse

Fläche eines grösseren Gewichtes, und zwar wachsen bei grosser Belastungsgeschwindigkeit die Schwellenwerte annähernd proportional den Flächen.

Auf die Flächeneinheit bezogen ist also hier, innerhalb gewisser Grenzen wenigstens, die Belastungsschwelle von der Grösse der gereizten Fläche unabhängig.

Der Vergleich *verschiedener Hautstellen* hat in den Versuchen von v. Frey folgendes ergeben:

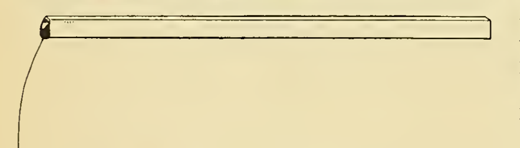
1. Belastete Fläche 21.2 qmm; Belastungsgeschwindigkeit 1.7 g in 1 Sekunde.

	Druckschwelle pro qmm; g
Handgelenk, Volarseite (Reagent K)	0.024 — 0.038
Danmenballen (Reagent K)	> 0.189 — 0.039
Handgelenk, Volarseite (Reagent F)	> 0.236 — 0.055

2. Belastete Fläche 3.5 qmm; Belastungsgeschwindigkeit 3 g in 1 Sekunde.

	Druckschwelle pro qmm; g
Danmenballen (Reagent F)	0.200 — 0.045
Fingerbeere (Reagent F)	0.170 — 0.028
Handgelenk, Volarseite (Reagent F)	0.640 — 0.028

Es scheint also, dass die Schwellenwerte innerhalb eines im anatomischen Sinne einheitlichen Hautgebietes sehr beträchtliche Schwankungen aufweisen können. Diese Schwankungen nehmen mit Verkleinerung der Fläche zu — was aller Wahrscheinlichkeit nach durch die Dichte und Empfindlichkeit der in der Haut befindlichen spezifischen Endorgane der Drucknerven, der sogen. *Druckpunkte* (vgl. näher Kap. XVII) bedingt wird.



Figur 44. Reizhaar. Nach v. Frey.

Um die Druckempfindlichkeit der Haut näher zu untersuchen, hat v. Frey, wie vor ihm Blix und Goldscheider, Versuche mit *isolierter Reizung einzelner Druckpunkte* ausgeführt. Zu diesem Zwecke benutzt v. Frey kurze Stücke von Haaren mit Kitt an das Ende eines Holzstäbchens geklebt, welches als Handhabe dient (Fig. 44). Wenn das Haar senkrecht an die Haut angedrückt wird, so übt es natürlich auf die Haut einen gewissen Druck aus, dessen Grösse von der Dicke und Beschaffenheit des Haares abhängig ist und dadurch bestimmt werden kann, dass man an einer Wage bestimmt, welches Gewicht beim Druck auf die eine Wagschale mit dem Reizhaare von diesem noch gehoben werden kann. Es zeigt die Erfahrung, dass die dabei zu erhaltenden Werte mit vollkommen genügender Genauigkeit ermittelt werden können.

Die Schwellenwerte bei dieser Form von Reizung sind sehr hoch. Für die Fingerspitze betrug die Schwelle 3 g pro qmm, während bei Flächenreizung derselben Stelle Werte bis auf 0.028 g pro 1 qmm beobachtet wurden.

Hier stossen wir indessen auf eine eigentümliche Schwierigkeit: wenn man Reizhaare von verschiedenem Querschnitt aber gleichem Druckwert pro Einheit benutzt, so ist das Haar grösserer Fläche wirksamer. v. Frey erklärt diese Erscheinung in folgender Weise. Angenommen es befinde sich ein für Deformation empfindliches Endorgan in geringer Tiefe unter der Oberfläche, so wird, so lange dieser Abstand gegenüber dem Durchmesser der deformierenden Fläche zu vernachlässigen ist, das Organ von einem dem oberflächlichen merklich gleichen Druck getroffen. Nimmt aber der Durchmesser der deformierenden Fläche Werte an von derselben Grössenordnung, wie die Entfernung des Organs von

der Oberfläche, so wird in dessen Niveau nicht mehr der oberflächliche, sondern ein geringerer Druck herrschen. Von einer gewissen Grenze an wird also kein Vergleich zwischen der Reizschwelle bei Flächenreizung und bei punktförmiger Reizung erlaubt sein. Um aber die Reizschwelle verschiedener Stellen der Haut miteinander vergleichen zu können, hat v. Frey nach einer anderen, bei punktförmiger Reizung geltenden Beziehung zwischen Kraft und Querschnitt gesucht und dabei gefunden, dass eine physiologische Gleichwertigkeit zu erreichen ist, wenn die Kraft der Reizhaare nicht der Fläche, sondern dem Radius proportional gemacht wurde. Nach dieser Berechnungsweise fand v. Frey, dass der mittlere Schwellenwert der Druckpunkte für die Haut der Wade und des Handgelenkes fast identisch war, nämlich 1.44 bezw. 1.28 g pro 1 mm. Auch die Extreme bewegen sich für die beiden Stellen innerhalb gleicher Grenzen (0.5—4 g pro 1 mm). Die Druckpunkte aller Hautflächen besitzen also merklich dieselbe Empfindlichkeit. Wenn bei Flächenreizung der Haut verschiedene Stellen eine verschiedene Reizschwelle besitzen, so ist dies also vor allem von der Zahl der vom Reiz getroffenen Druckpunkte abhängig.

Die Druckpunkte sind in der Mehrzahl der Fälle zu den Haaren angeordnet und können auch durch Bewegung der Haare gereizt werden. Bei einer solchen Reizung zeigen sich die Druckpunkte viel empfindlicher als bei sonstiger Reizung. Der Schwellenwert des Reizes kann bestimmt werden durch die Belastung, welche an dem Haarschaft senkrecht zu dessen Richtung angreifend zur Erregung genügt. An einem 8 mm langen Haar über dem Metacarpus indicis fand v. Frey, dass eine Belastung von 0.0004 g meistens bemerkt wurde, wenn es auf die Spitze des Haares gesetzt wurde.

b. Bewegungsempfindungen.

Die Reizschwelle bei diesen misst Goldscheider nach dem Winkel, um welchen die in einem Gelenk zusammenstossenden Knochen bewegt werden müssen, damit die Lageveränderung, ohne Beihilfe des Gesichtes, wahrgenommen wird. Dieser Winkel beträgt bei den Hand-, Schulter-, Zwischenhand- und Ellenbogengelenken etwa 0.22—0.60°, bei den Hüft-, Knie-, Finger- und Fussgelenken 0.50—1.30°.

c. Gehörempfindungen.

Die Reizschwelle bei musikalischen Tönen fand Wien gleich einer Druckschwankung von 0.00000059 mm Quecksilber und einer Amplitude der Luftschwingungen von 0.000000066 mm. Die den Schwellenwerten entsprechenden absoluten Intensitäten hängen von der Schwingungszahl ab; sie vermindern sich, indem diese von 100 pro Sekunde auf 400 pro Sekunde ansteigt, etwa im Verhältnis von 100 : 41. Bezeichnet man als Intensität des Tones die Arbeit, welche in der Zeiteinheit durch die Einheit der Fläche geht, so ist diejenige der Schwelle $= \frac{0.068}{1000000}$ mg-mm. Da nun ferner das Trommelfell etwa 33 qmm gross ist, so trifft dasselbe in der Zeiteinheit eine Energie von $\frac{2.2}{1000000}$ mg-mm $= 5.1 \times 10^{-15}$ kleine WE. Hiernach würde man einen Grashalm wachsen hören können, wenn die Energie seines Wachstums als Schall aufträte.

Auch für Geräusche liegt die Reizschwelle sehr tief. Um Versuche in dieser Richtung auszuführen, lässt man ein Gewicht von verschiedener Höhe auf eine Unterlage fallen und bestimmt die Entfernung, in welcher das dabei entstandene Geräusch noch gehört wird. In dieser Weise fand Schafhäutl, dass der Fall eines 1 mm schweren Korkkügelchens aus 1 mm Höhe in einer Entfernung von 91 mm noch gehört wird. Nörr erhielt beim Fallen von Bleikugeln auf eine Eisenplatte noch eine Gehörempfindung, wenn ein Gewicht von 6,7 mg von 2.2, ja sogar 1.2 mm Höhe in einer Entfernung von 500 mm herabfiel.

d. Gesichtsempfindungen.

Wenn man sich in ein völlig dunkles Zimmer einschliesst und dort genügend lange bleibt, um die Augen für das Dunkel zu adaptieren (vgl. Kap. XXI), so fallen indessen die Gesichtsempfindungen nicht vollständig aus, denn durch Schwankungen der Blutzufuhr und andere im Auge stattfindenden Vorgängen wird die Netzhaut immer in einem gewissen, wenn auch geringen Grade gereizt, und dadurch werden auch im tiefsten Dunkel Lichtempfindungen ausgelöst, welche als Lichtnebel oder Lichtfunken charakterisiert werden. Als Reizschwelle der Gesichtsempfindungen muss daher diejenige objektive Lichtstärke bezeichnet werden, welche bei dunkel adaptiertem Auge im Vergleich mit dem subjektiven Lichtnebel noch empfunden wird. Aubert bestimmte diese Lichtstärke dadurch, dass er mittelst eines elektrischen Stromes einen dünnen Platindraht zu schwachem Glühen brachte. Sobald er imstande war, ihn zu unterscheiden, verlängerte er den Draht immer um je 1 mm. Um seine Befunde auf bekanntere Objekte reducieren zu können, liess er Tageslicht durch eine sehr gleichmässige, mattgeschliffene Glasplatte in sehr geringer Menge in das dunkele Zimmer hineinfallen und beobachtete, der Diaphragmaöffnung den Rücken kehrend, einen kleinen Streifen gewöhnlichen weissen Papiers von 0.5 mm Breite, welcher von der Lichtöffnung 5.5 m entfernt war, in gewöhnlicher Sehweite. Nach 30 Minuten hatte die Empfindlichkeit um das 36fache zugenommen und die zum Hervorrufen einer eben merklichen Lichtempfindung notwendige Lichtstärke betrug dann, nach Aubert's Berechnung, etwa $^1/_{300}$ der Lichtstärke eines weissen Papiers, welches von dem Licht des Vollmondes beleuchtet ist.

Nach Henry wären diese Angaben zu hoch. Er giebt als geringste, noch wahrnehmbare Beleuchtung den Wert von 0.000000029 Normalkerze an.

Die Reizschwelle ist, auch bei völlig adaptiertem Auge, an den peripheren Teilen der Netzhaut grösser als im Centrum; das Maximum der Empfindlichkeit liegt nach A. E. Fick zwischen 7.5 und 15° schläfenwärts von dem Centrum, und sinkt weiter nach aussen wieder ab.

Endlich ist die Reizschwelle auch von der Grösse der beleuchteten Oberfläche abhängig und wird von einer gewissen Grenze (ein Objekt von 2 mm Durchmesser in 20 cm Entfernung, Charpentier) an höher, je kleiner diese ist.

Die Reizschwellen der Geruchs- und Geschmacksempfindungen werden im Zusammenhang mit der Darstellung dieser Empfindungen besprochen werden.

§ 3. Die Prüfung des Weber'schen Gesetzes.

a. Methodisches.

Bei der Darstellung der verschiedenen Sinnesempfindungen werden wir auch die Art und Weise besprechen, wie die Intensität des betreffenden Reizes abgestuft wird; hier haben wir nur die allgemeinen Methoden zu berücksichtigen, welche bei der Anstellung solcher Versuche und bei der rechnerischen Durcharbeitung der experimentellen Beobachtungen benutzt worden sind.

Diese Methoden sind nach der Zusammenstellung von Wundt folgende: 1. Die Methode der Minimaländerungen oder der eben merklichen Unterschiede (E. H. Weber). Bei derselben bestimmt man, wie viel die Reizstärke verändert werden muss, damit eine eben bemerkbare Änderung der Empfindungsintensität auftrete; diese gerade merkbare Veränderung der Reizstärke wird als Unterschiedsschwelle bezeichnet. Wenn der ursprüngliche Reiz R ist und der Zuwachs, der einen eben merklichen Unterschied der Empfindung hervorruft, ΔR ist, so muss also, wenn das Weber'sche Gesetz gültig ist, für jede Reizstärke zwischen Minimum und Maximum der Empfindung die Relation $\frac{\Delta R}{R}$ eine konstante sein.

2. Die Methode der mittleren Abstufungen (Plateau). Es sind gegeben zwei Reize verschiedener Intensität, R_1 und R_3; es gilt einen dritten Reiz, R_2 so abzustufen, dass derselbe in unserer Empfindung genau in der Mitte zwischen R_1 und R_3 liegt. Das Weber'sche Gesetz ist richtig, wenn für alle Intervalle der Reizskala $\frac{R_2 - R_1}{R_1} = \frac{R_3 - R_2}{R_2}$ konstant ist.

3. Die Methode der mittleren Fehler (Fechner und Volkmann). Es gilt einen Reiz R so abzustufen, dass er einem gegebenen Reiz gleich ist. Eine absolute Gleichheit ist natürlich nicht zu erzielen, sondern es schleicht sich immer ein Fehler F dabei ein. Das Weber'sche Gesetz fordert nun, dass für alle Reize zwischen Maximum und Minimum das Verhältnis $\frac{F}{R}$ konstant sein soll.

4. Die Methode der richtigen und falschen Fälle (Vierordt). Lässt man zwei sehr wenig verschiedene Reize R_1 und R_2 in oft wiederholten Versuchen auf ein Sinnesorgan einwirken, so wird bald $R_1 > R_2$, bald $R_1 < R_2$, bald $R_1 = R_2$ erscheinen. Solche Schätzungen, bei denen der Reizunterschied richtig aufgefasst wird, heissen richtige Fälle (r); solche, in denen die Schätzung falsch ist, falsche Fälle (f), und solche, wo die beiden Reize gleich erscheinen, Gleichheitsfälle (g). Das Verhältnis der richtigen Fälle zur Gesamtzahl (n) der Fälle $\frac{r}{n}$ muss, damit das Weber'sche Gesetz richtig sei, bei jeder Reizstärke dasselbe sein, wenn die Differenz zwischen R_1 und R_2 proportional der Reizstärke verändert wird.

Es ist hier nicht der Ort, die Begründung dieser Methoden näher zu erörtern, noch die bei ihrer Anwendung einzuhaltenden Vorsichtsmassregeln darzulegen.

Litteratur. W. Wundt, Grundzüge der physiologischen Psychologie. 4. Auflage. Leipzig 1893.

b. Druck- und Bewegungsempfindungen.

Bei gleichzeitiger Belastung der beiden Hände fand E. H. Weber, dass die Unterschiedsschwelle etwa $^1/_3$ des Reizes betrug. Wenn aber dieselbe Hand successive mit dem Gewicht belastet wurde, betrug die Unterschiedsschwelle $^1/_{14}$ — $^1/_{30}$. Durch gleichzeitige Bewegung, wobei das Schätzen der Belastung durch den Bewegungssinn wesentlich unterstützt wurde, erniedrigte sich die Unterschiedsschwelle bei gleichzeitiger Prüfung mit den beiden Händen auf $^1/_{15}$ — $^1/_{20}$, und bei successiver Prüfung mit derselben Hand auf etwa $^1/_{40}$.

Umfangreichere Versuche über diesen Gegenstand wurden dann von Fechner und später unter Berücksichtigung aller Vorsichtsmassregeln nach der Methode der Minimaländerungen von Merkel ausgeführt. Die Versuche Merkel's (ziemlich reine Druckreize) ergeben, dass für eine Belastung von 1—20 g die Unterschiedsschwelle stetig von 1/4.9 bis auf 1/13.5 herabsinkt, für eine Belastung von 50, 100, 200, 500 und 1000 g ist die Unterschiedsschwelle bezw. 1/17.9, 1/15.6, 1/18.5, 1/20, 1/17.5. Für 2000 und 4000 g beträgt die Unterschiedsschwelle 1/25 bezw. 1/40. Wir können also sagen, dass für die Druckempfindungen das Weber'sche Gesetz bei einer Belastung zwischen 50 und 1000 g ziemlich zutreffend ist, dass aber die Abweichungen bei geringeren oder grösseren Belastungen so gross sind, dass hier das Gesetz nicht mehr als gültig aufgefasst werden kann.

Bei Versuchen über die Unterschiedsempfindlichkeit bei Bewegungen üben natürlich die Druckempfindungen immer eine gewisse, nicht zu vermeidende Einwirkung aus. Bei Versuchen in dieser Richtung muss natürlich auch die Schwere der zu bewegenden Extremität in Rechnung gebracht werden. Jacobj hat nach einer Methode, welche hier nicht beschrieben werden kann, Versuche mit dem Arm und dem Unterkiefer ausgeführt. Bei einer Anfangsbelastung, die zwischen 1000 und 9000 g um je ganze

1000 g zunahm, betrug die Unterschiedsschwelle für den Arm im Mittel 1/4.3, 1/7.1, 1/9, 1/11, 1/11.6, 1/12.0, 1/13.8, 1/18.0, 1/22.2, und für den Unterkiefer pro ein Ausgangsgewicht von 500, 1000, 2000, 3000 g im Mittel 1/6, 1/9.5, 1/12, 1/14. Hierbei wurde aber die Schwere der zu bewegenden Extremität noch nicht berücksichtigt. Unter Bezugnahme darauf und nach Einführung einer Konstante findet Jacobj, dass die Unterschiedsschwelle beim Arm zwischen 0 und 6000 g, sowie beim Unterkiefer zwischen 500 und 3000 g nur sehr wenig variiert und im Mittel für jenen 1/20.7 und für diesen 1/19.2 beträgt. Für die Bewegungsempfindungen ist also innerhalb weiter Grenzen das Weber'sche Gesetz gültig.

c. Gehörempfindungen.

Unter Anwendung einer Versuchsanordnung, welche eine objektive Messung der Schallintensität gestattete, fand Wien, dass die Unterschiedsschwelle innerhalb sehr weiter Grenzen dem Weber'schen Gesetz folgt. Für den Ton *a'* (440 Schwingungen) ist sie bei den geringen Intensitäten, welche etwa das Zehnfache des Schwellenwertes betragen, schon am bedeutendsten $\left(\frac{\varDelta R}{R} = 0.108\right)$; für Töne, deren Intensität fünfhundertmal grösser ist, beträgt das betreffende Verhältnis 0.116, steigt bei noch weiter zunehmender Tonstärke nur langsam, so dass es bei einer 5 bezw. 50 millionenmal grösseren Intensität 0.161 bezw. 0.178 ist, um bei noch höherer Reizstärke in schnellerer Proportion zuzunehmen. — Für Töne verschiedener Höhe war die Unterschiedsschwelle eine ungleiche; setzt man ihren Wert für den Ton *a'* (440 Schwingungen) = 100 (bei mittleren Stärken), so beträgt sie für *e'* (337 Schwingungen) 134, für *a* (220 Schwingungen) 174.

Für Geräusche ist die Unterschiedsschwelle noch grösser. Aus den sorgfältigen Versuchen von Merkel z. B. berechnet sich die Relation $\frac{\varDelta R}{R}$ etwa gleich $1/3$, d. h. die Unterschiedsschwelle ist hier etwa 303, wenn diejenige für *a'* (siehe oben) gleich 100 gesetzt wird. Auch bei Geräuschen wird das Weber'sche Gesetz in weitem Umfange bestätigt.

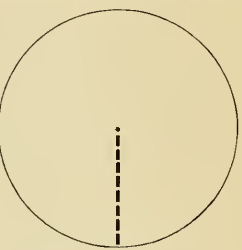
d. Gesichtsempfindungen.

Dass das Weber'sche Gesetz im grossen ganzen für die Gesichtsempfindungen gültig ist, folgt schon aus verschiedenen alltäglichen Erfahrungen. Wenn man z. B. eine und dieselbe Zeichnung mit Schattierungen bei verschiedener Beleuchtung betrachtet, so wird man finden, dass die feinen Abstufungen der Helligkeit ungefähr mit gleicher Deutlichkeit hervortreten. Am besten kann man sich von dieser Thatsache überzeugen, wenn man die Zeichnung zuerst mit freiem Auge und dann durch verdunkelnde graue Gläser betrachtet. Da nun ein graues Glas die von den verschiedenen Partien der Zeichnung reflektierten Lichtstrahlen in derselben Proportion schwächt, so liegt schon hierin ein Beweis für die Richtigkeit des Weber'schen Gesetzes. — Dass die Sterne beim Tageslicht nicht sichtbar sind, beruht auf derselben Eigentümlichkeit unseres Sehorgans: der Zuschuss an Lichtstärke, welche die Sterne bei Tageslicht der allgemeinen Beleuchtung des Himmels erteilen, ist im Verhältnis zu dieser so geringfügig, dass sie nicht bemerkt wird. — Auch die Einteilung der Sterne in verschiedene Klassen, welche nach ihrer apparenten Grösse geschieht, giebt einen Beweis für dasselbe Gesetz ab, denn die photometrische Bestimmung zeigt, dass die scheinbaren Sterngrössen in arithmetischem Verhältnisse zunehmen, wenn ihre objektiven Helligkeiten in geometrischem wachsen.

Unter den Methoden, welche man zur näheren experimentellen Prüfung des betreffenden Gesetzes benutzt hat, sei hier nur die Masson'sche Scheibe erwähnt. Diese stellt eine kreisrunde Scheibe aus weissem Karton dar, an welcher man in der Richtung eines Halbmessers einen unterbrochenen Strich von konstanter Breite gezogen

hat (Fig. 45). Wenn diese Scheibe in schnelle Rotation versetzt wird, so macht sich der Strich dadurch bemerkbar, dass an den Stellen, wo er sich befindet, graue Ringe erscheinen, welche sich von dem hellen Grund abheben (vgl. Kap. XXI). Die Helligkeit der grauen Ringe ist gleich der Helligkeit des Grundes (1) minus den Betrag, welchen der schwarze Strich von einem ganzen Kreisbogen ausmacht, d. h. wenn die Breite des Striches d und die Entfernung desselben vom Centrum der Scheibe r ist, $1 - \frac{ds}{2\pi r}$, wo s die Helligkeit des verwendeten Schwarz bezeichnet, da ja auch das tiefste Schwarz das Licht in einem gewissen Grade zurückwirft.

Es ist selbstverständlich, dass der Unterschied zwischen der Helligkeit der Grundfläche und der der grauen Ringe um so geringer wird, je grösser r ist, d. h. je weiter vom Centrum der Scheibe sich die Ringe befinden. Wenn das Gesetz Weber's richtig ist, so muss bei jeder Lichtstärke die Helligkeits-Differenz zwischen Grundfläche und Ringen an einem und demselben Ring gerade unterscheidbar sein. Dies ist in der That bei Lichtstärken mittlerer Intensität der Fall. Bei diesen beträgt die Unterschiedsschwelle in Versuchen von Aubert, Kraepelin u. a. im allgemeinen etwa $^1/_{100}$ — $^1/_{120}$. Bei schwachen Lichtstärken, besonders in der Nähe der Reizschwelle, ist die Unterschiedsschwelle grösser. Es muss ferner bemerkt werden, dass auch geringere Werte, bis zu $\frac{1}{217}$, als die hier angegebenen für die Unterschiedsschwelle beobachtet worden sind.



Figur 45. Masson's Scheibe.

e. Geschmacksempfindungen.

Nach Versuchen von Camerer und Kepler mit Lösungen verschiedener schmeckender Substanzen ist das Weber'sche Gesetz auch für diese Empfindungen innerhalb gewisser Grenzen richtig.

Die vorliegenden Beobachtungen lehren uns also, dass das Weber'sche Gesetz für alle Sinne innerhalb ziemlich weiter Grenzen gültig ist, dass bei zu hoher oder zu niedriger Stärke des Reizes dagegen überall grössere oder geringere Abweichungen stattfinden. Da aber gerade die Reize mittlerer Intensität am häufigsten vorkommen, können wir sagen, dass die im alltäglichen Leben stattfindenden Schätzungen von Intensitätsdifferenzen im allgemeinen nach dem Weber'schen Gesetz erfolgen, was insofern von Bedeutung ist, als wir dadurch die Intensitätsveränderungen immer in demselben procentualen Verhältnis zur ursprünglichen Reizstärke beurteilen.

§ 4. Das psychophysische Gesetz.

Fechner suchte aus dem Weber'schen Gesetz ein noch allgemeineres Gesetz über das quantitative Verhältnis zwischen Reiz und Empfindung herzuleiten — das psychophysische Gesetz. Das Weber'sche Gesetz sagt, dass das Verhältnis zwischen dem ebenmerklichen Reizzuwachs und dem ursprünglichen Reiz für alle Reizintensitäten konstant ist, d. h., wenn C eine Konstante ist, $k = C \frac{\Delta R}{R}$, wo k den von dem Reizzuwachs hervorgerufenen

ebenmerklichen Zuwachs der Empfindung bedeutet. Wenn jene Beziehung auch für unendlich kleine Merklichkeitsgrade der Empfindung (dE) und für unendlich kleine Reizunterschiede gültig ist, so verwandelt sich die Formel in die Diffentialgleichung

$$dE = C \frac{dR}{R}.$$

Durch Integration dieser Formel erhält man

$$E = C \text{ log. nat. } R + A, \text{ — — — — } 1)$$

wo E die Empfindung und A eine Integrationskonstante bezeichnet. Bei dem Schwellenwert des Reizes, a, ist $E = 0$, und also

$$A = - C \text{ log. nat. } a.$$

Wird dieser Wert in die Gleichung (1) eingesetzt, so erhält man

$$E = C (\text{log. nat. } R - \text{log. nat. } a)$$

oder wenn $a = 1$

$$E = C \text{ log. nat. } R. \text{ — — — — — } 2)$$

Diese Formel sagt also, dass die Empfindung proportional dem natürlichen Logarithmus des Reizes sei.

Man hat nun über die Gültigkeit dieser Formel und die Realität des in derselben enthaltenen Verhältnisses vielfach gestritten. Dass dieselbe nur innerhalb gewisser Grenzen gültig sein kann, folgt schon daraus, dass das Weber'sche Gesetz nicht für jede Reizstärke zutrifft. Aber auch dann, wenn wir diese Beschränkung berücksichtigen, so bleiben gegen die Formel sehr schwere Bedenklichkeiten bestehen, unter welchen die die wichtigste ist, dass die hier gemachte Integration auf einer nicht bewiesenen und nicht zu beweisenden Voraussetzung ruht, nämlich der, dass für alle Reizstärken, bei welchen das Weber'sche Gesetz richtig ist, die ebenmerkbare Zunahme der Empfindung gleich gross ist, dass z. B. die bei Zusatz von 6 g zu 100 g hervorgerufene Empfindungszunahme mit derjenigen gleichgross ist, welche bei Zulage von 60 g zu 1000 g Anfangsbelastung erscheint. Dies kann nicht bewiesen werden und wird von vielen Autoren geradezu bestritten, indem sie hervorheben, dass eine gerade merkbare Zunahme der Empfindung bei einem grossen Anfangsreiz grösser als bei einem kleinen erscheint.

Unter solchen Umständen dürfte eine nähere Erörterung des psychophysischen Gesetzes und der damit zusammenhängenden, hochinteressanten Fragen hier nicht von nöten sein.

SIEBZEHNTES KAPITEL.

Die sensorischen Funktionen der Haut.

Die Haut hat, ausser ihrer Aufgabe, dem Körper als äussere Hülle zu dienen, und ausser ihren Leistungen im Dienste der Wärmeregulierung, noch sehr gewichtige sensorische Funktionen, deren näherer Mechanismus, obwohl durch die Arbeiten der letzten Jahrzehnte vielfach aufgeklärt, vorläufig noch sehr rätselhaft erscheint. Wir wollen diese Funktionen in drei verschiedene Gruppen teilen, nämlich 1. die Temperaturempfindungen, 2. die Druck- und Berührungsempfindungen, und 3. die Schmerzempfindungen.

§ 1. Die Temperaturempfindungen.

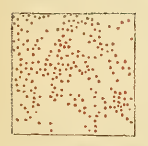
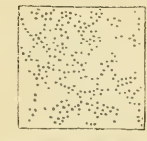
Die Temperaturempfindungen sind zweierlei Art, Kälte- und Wärmeempfindungen, und stehen wahrscheinlich in einem gewissen Zusammenhang mit der Wärmeregulierung unseres Körpers. Diejenigen Nerven, durch welche sie ausgelöst werden, können reflektorische Vorgänge hervorrufen, welche, wie früher erwähnt, sich als Variationen in der Intensität des Verbrennungsprozesses, in der Blutverteilung und in der Thätigkeit der Schweissdrüsen kundgeben. Die bewussten Temperaturempfindungen sind insoweit von Nutzen, als sie uns Winke darüber geben, wie die Dicke unserer Bekleidung oder die Temperatur unserer Wohnungsräume in dieser oder jener Richtung verändert werden müssen, obgleich zugestanden werden muss, dass diese Nachrichten uns nicht selten irre leiten.

Bis vor wenigen Jahren stellte man sich allgemein vor, dass die ganz konträren Empfindungen der Wärme und Kälte von allen Stellen der Haut aus ausgelöst würden und dass daran nur eine und dieselbe Art von Nervenfasern beteiligt wäre. Dem gegenüber wiesen Blix und unabhängig von ihm Goldscheider (1883, 1884) nach, dass nicht jede Hautstelle dazu befähigt ist, Temperaturempfindungen beiderlei Art hervorzurufen, sondern dass die Nerven, welche die Wärmeempfindungen vermitteln, ihre Endapparate an anderen Hautstellen haben als diejenigen, deren Erregung die Kälteempfindungen auslöst.

Dieser Satz wird durch folgende Erfahrungen bewiesen. Durch eine zu einer feinen Spitze ausgezogene metallene Röhre kann je nach Belieben warmes oder kaltes Wasser geleitet werden. Tastet man nun mit dieser Spitze eine umschriebene Hautstelle vorsichtig ab, ohne einen Druck auf die Haut auszuüben, so bemerkt man bei Anwendung kalten Wassers, dass die Spitze nur an gewissen Stellen kalt empfunden wird, während sie an anderen Stellen gar keine Temperaturempfindung bewirkt. Die betreffenden Stellen, welche Kältepunkte heissen, werden mit irgend einer Farbe auf der Haut markiert. Nun wird der Versuch mit warmem Wasser wiederholt: auch hierbei findet man, dass Wärmeempfindungen nur von gewissen Stellen (Wärmepunkten) aus erhalten werden können und dass die zwischenliegenden Stellen keine Wärmeempfindung hervorrufen. Die Wärmepunkte werden mit einer anderen Farbe als die Kältepunkte markiert.

Es zeigt sich nun, dass die Wärme- und die Kältepunkte nicht zusammenfallen; sie stellen also getrennte Endorgane zweier verschiedener Arten centripetaler Nerven dar. Figur 46 zeigt nach Goldscheider die Anordnung der Kälte- und Wärmepunkte von einer ca. 4 qcm grossen Stelle vom Handrücken.

Nicht allein durch die adäquate Reizung, sondern auch durch mechanische, elektrische und chemische Reizung hat man das Vorhandensein der verschiedenen Temperaturpunkte bestätigt und also die Lehre von den Temperaturempfindungen mit der Theorie der specifischen Energieen in Übereinstimmung bringen können.

Figur 46. Wärmepunkte (rot) und Kältepunkte (blau) an einer Stelle vom Handrücken. Nach Goldscheider.

Die Empfindung, welche durch die Reizung eines einzelnen Temperaturpunktes hervorgerufen wird, ist ihrem Charakter nach nicht „punktförmig“, sondern es findet eine Art von Irradiation des Gefühles statt, so dass die Empfindung extensiver als der Temperaturpunkt, also scheibenartig und zu gleicher Zeit sich in die dritte Dimension erstreckend erscheint. Schon aus dieser Eigentümlichkeit der bei isolierter Reizung eines Temperaturpunktes hervorgerufenen Empfindung erklärt es sich, warum unsere Temperaturempfindungen, wie sie bei der Berührung mit einem kalten oder warmen Gegenstand erscheinen, sich vollständig kontinuierlich darstellen und keine Andeutung von der nur durch besondere Experimente nachzuweisenden punktförmigen Anordnung der Endapparate geben. Hierzu kommt aber noch unsere Neigung, alle Lücken in der räumlichen Anordnung unserer Sinnesempfindungen unreflektiert auszufüllen, wie dies aus der Thatsache des sogen. blinden Fleckes im Auge (vgl. Kap. XXI) am besten hervorgeht.

Es ist natürlich kaum möglich, die Wärme- und Kältepunkte an der ganzen Körperoberfläche direkt zu bestimmen. Um jedoch eine ungefähre Vorstellung von der Topographie des Temperatursinnes zu erhalten, hat Goldscheider mit flächenförmiger Reizung (kalte oder warme Stäbe mit einem Durchmesser von 3—4 mm) verschiedene Hautstellen untersucht. Nach dieser Methode prüft man allerdings nicht die Anzahl der Temperaturpunkte, sondern lediglich die Empfindlichkeit des Temperatursinnes. Befinden sich auf der Applikationsfläche gar keine Temperaturpunkte, so ist auch die Empfindlichkeit gleich Null; befinden sich solche Punkte auf derselben, so können sie mehr oder weniger zahlreich und mehr oder weniger erregbar sein; danach wird sich die Stärke der Temperaturempfindlichkeit bei Flächenapplikation verschieden gestalten. Dabei wird dann eine Fläche mit wenigen, aber intensiven Punkten ein stärkeres Gefühl geben als eine andere mit zahlreicheren, aber schwachen Punkten. Durch diese Methode erhalten wir

also ein Bild davon, in welcher Weise die verschiedenen Regionen der Haut durch die in ihr verteilten Punkte gegen die gewöhnlichen Kälte- und Wärmereize reagieren.

Goldscheider unterscheidet in Bezug auf die Empfindlichkeit der Haut bei der betreffenden Art der Reizung vier Stufen, je nachdem die ausgelöste Empfindung stark, mittelmässig oder schwach ist oder die untersuchte Hautstelle gar keine Temperaturempfindung vermittelt. Als Beispiel von der topographischen Verteilung des Kälte- und des Wärmesinnes teile ich nach Goldscheider die Fig. 47 hier mit. Sie bezieht sich auf die mittlere Region des Handrückens, und zwar bezeichnen die schwarzen Felder die Stellen, von welchen eine starke Temperaturempfindung ausgelöst wird, die schraffierten Felder beziehen sich auf die mittelmässige, die punktierten auf die schwache Empfindung. Von den weissen Feldern wurde keine Wärme- bezw. Kälteempfindung erhalten.

Was sofort frappiert, ist die Thatsache, dass der Wärmesinn auf der Haut viel weniger kräftig repräsentiert ist als der Kältesinn; nur an wenigen Orten ist eine starke Wärmeempfindung ausgelöst worden, während die Orte starker



Figur 47. Die topographische Verteilung des Kälte- und Wärmesinns auf die mittlere Region des Handrückens. Nach Goldscheider.

Kälteempfindung sehr zahlreich sind. Dementsprechend sind die unempfindlichen Felder beim Wärmesinn beträchtlich grösser als beim Kältesinn.

Goldscheider fasst seine zahlreichen, hierhergehörigen Erfahrungen in folgender Weise zusammen. Der Wärmesinn ist überall intensiv und extensiv geringer angelegt als der Kältesinn. Es giebt keine Region, wo der Wärmesinn stärker entwickelt wäre als der Kältesinn. Dies Verhältnis gilt sowohl für bekleidete als für unbekleidete Hautteile. Je höher in einer Region die Wärmeempfindlichkeit entwickelt ist, desto höher ist auch die Kälteempfindlichkeit, und zwar in dem Sinne, dass letztere dabei immer noch die erstere an Ausdehnung und Stärke übertrifft. Jedoch gilt dieser Satz nicht auch umgekehrt, denn es giebt Regionen, wo die Kälteempfindlichkeit eine ziemlich ausgebildete ist, während die Wärmeempfindlichkeit sehr schwach ist oder ganz fehlt.

Die Ursache der regionären Unterschiede der Temperaturempfindlichkeit findet Goldscheider in dem verschiedenen Nervenreichtum der betreffenden Orte, denn die räumliche Ausbreitung sowohl als die Abstufungen der Intensität der Temperaturempfindlichkeit innerhalb einer Körperregion stehen überall in direkter Abhängigkeit von der anatomischen Verbreitung der Hautnerven. Hierzu kommt natürlich noch die verschiedene Dicke derjenigen Epidermislage, welche die Endapparate der Temperaturnerven bedeckt.

Betreffend die in verschiedenen Regionen stattfindenden Verschiedenheiten in der Entwicklung des Wärme- und Kältesinnes sind nach den Erfahrungen der Autoren ziemlich einstimmig die für Temperaturreize empfindlichsten Regionen: die Brustwarzen und überhaupt die Brust, die Nasenflügel, die Vorderseite des Oberarmes; darnach folgen die äusseren Augenwinkel und die obere Lippe, der Bauch, die Volarseite des Unterarmes, der innere vordere Teil des Oberschenkels, der Unterschenkel u. s. w. Am wenigsten empfindlich ist die haarbekleidete Kopfhaut.

Die Temperaturempfindlichkeit der Hand ist verhältnismässig sehr niedrig, und im allgemeinen kann man sagen, dass diejenigen Hautbezirke, welche besonders für das Tasten benutzt werden, weniger temperaturempfindlich sind als andere Regionen.

Die Temperaturempfindlichkeit ist an symmetrischen Stellen der beiden Körperhälften etwa gleich gross, zeigt aber keine Kongruenz.

Die Schleimhäute besitzen in der Regel nur einen schwach ausgebildeten Temperatursinn oder ermangeln, wie dies mit der Cornea der Fall ist, eines solchen gänzlich. Besonders der Wärmesinn ist bei den Schleimhäuten schwach ausgebildet.

Bei den gewöhnlich bekleideten Körperteilen bewirkt, wie selbstverständlich, ein und derselbe Kältereiz eine stärkere Abkühlung in der Zeiteinheit und damit eine stärkere Reizung der Kältenerven als bei den unbekleideten. Das Verhältnis des Wärmesinnes zum Kältesinn ist demnach an den bekleideten Teilen ein etwas anderes als an den unbekleideten, denn angenommen, dass eine bekleidete und eine unbekleidete Hautstelle gleich viel Kälte- und Wärmenerven hätten, so wird die bekleidete bei gleicher Wärmeempfindlichkeit eine grössere Kälteempfindlichkeit besitzen.

Wenn demnach der Gewöhnung der bekleideten Teile an eine höhere Hauttemperatur ein gewisser Einfluss beizumessen ist, so dürfte dieser jedoch, wie Goldscheider bemerkt, nicht so beträchtlich sein, wie es scheint, und keineswegs hängt die scheinbar viel erheblichere Kälteempfindlichkeit der bekleideten Teile lediglich von diesem Umstande ab. Von den Teilen, welche wir für gewöhnlich unbedeckt tragen, zeigt die Hand schon deshalb eine geringere Kälteempfindlichkeit, weil sie mehr Tastnerven enthält. Das Gesicht dagegen ist vielfach derartig kälteempfindlich, dass es den bedeckten Teilen nichts nachgiebt. Auch hält die stärkere Kälteempfindlichkeit mancher bekleideter Teile bei Entblössung länger an, als dies bei einer direkten Abhängigkeit von der Eigentemperatur der Stelle der Fall sein dürfte. Endlich enthalten ja viele von den bedeckten Körperteilen eine ausserordentlich grosse Menge von Kältepunkten.

Das Vermögen, Temperaturdifferenzen wahrzunehmen, ist dementsprechend an verschiedenen Hautstellen ein verschiedenes. Als geringste noch wahrnehmbare Temperaturdifferenz fand Nothnagel an der Streck- und Beugeseite des Ober- und Unterarmes 0.2, an der Wange 0.2—0.4, an der Schläfe 0.3—0.4, am Handrücken 0.3, in der Hohlhand 0.4—0.5, an verschiedenen Teilen des Rumpfes (Vorderseite) 0.4—0.6, am Rücken 0.9—1.2° C. u. s. w. — Eine noch grössere Empfindlichkeit beobachtete Fechner: die

eben merklichen Temperaturunterschiede konnten mittelst des benützten Thermometers nicht mehr gemessen werden, obwohl derselbe sehr wohl gestattete, $^1/_{20}{}^0$ R. abzuschätzen.

Die meisten Autoren geben an, dass die feinste Unterschiedsempfindlichkeit bei Temperaturen, welche etwa der Hauttemperatur gleichkommen, zu finden ist. Nach Dessoir urteilt man über Temperaturdifferenzen am gröbsten von — 3 bis + 14° C. und + 37 bis + 48° C., genauer schon bei Reizen zwischen + 15 und + 26 einerseits, + 33 und + 36 andererseits, am feinsten zwischen + 27 und + 32° C.

Wenn die Temperatur der umgebenden Luft einigermassen unverändert bleibt, so haben wir im allgemeinen keine Temperaturempfindungen, obgleich die einzelnen Teile der Haut, je nachdem sie entblösst oder bedeckt sind, eine sehr verschiedene Temperatur besitzen. Wenn man von einem Raum, wo man also keine Temperaturempfindung hat, in einen kälteren (oder wärmeren) Raum geht, so empfindet man sogleich Kälte (bezw. Wärme). Ist aber die Differenz der Temperatur in den beiden Zimmern nicht sehr gross, so stellt sich binnen kurzem wieder ein Zustand ein, bei welchem jede Temperaturempfindung vermisst wird. Geht man endlich ins erste Zimmer zurück, so wird, je nachdem das zweite Zimmer kälter oder wärmer war, im ersten Augenblicke Wärme oder Kälte empfunden, bis die Temperaturempfindung wieder verschwindet.

Die Temperatur der umgebenden Luft kann also innerhalb gewisser Grenzen variieren, ohne dass wir dabei dauernd irgend welche Temperaturempfindungen haben. Man könnte sich denken, dass diese Anpassungsfähigkeit davon bedingt sei, dass durch Variationen der Blutzufuhr zu der Haut dafür gesorgt würde, dass die Endapparate der Temperaturnerven trotz den Schwankungen der äusseren Temperatur innerhalb gewisser Grenzen immer eine und dieselbe Temperatur hätten. Dies ist aber nicht der Fall, denn Thunberg hat nachgewiesen, dass die Anpassung auch bei künstlicher Blutleere zu beobachten ist.

E. H. Weber, dem wir die ersten eingehenderen Untersuchungen über die sensorischen Funktionen der Haut verdanken, stellte sich vor, dass die Wärmeempfindung bei Zunahme und die Kälteempfindung bei Abnahme der Temperatur der betreffenden Endorgane in der Haut hervorgerufen würde, dass also die Temperaturempfindungen nur durch Veränderungen der Hauttemperatur vermittelt würden, während ein Konstantbleiben der Hauttemperatur keine Temperaturempfindung hervorrufe. Nachdem das Vorhandensein besonderer Endapparate für Wärme- und für Kälteempfindungen entdeckt worden ist, liesse sich die Weber'sche Auffassung dahin formulieren, dass die Wärmepunkte durch Zunahme, die Kältepunkte durch Abnahme der Hauttemperatur erregt werden sollten.

Es giebt in der That eine Menge hierhergehöriger Erscheinungen, welche sich unter diesem Gesichtspunkte zusammenfassen lassen. Gleichgültig in welcher Weise die Hauttemperatur gesteigert wird, durch Wärmezufuhr von aussen oder durch vermehrte Blutzufuhr (Röte) oder durch Herabsetzung des Wärmeverlustes, immer tritt eine Wärmeempfindung ein, und ganz analog kommt es zu einer Kälteempfindung, wenn die Haut-

wärme abnimmt, gleichviel ob dies durch Zunahme des Wärmeverlustes nach aussen oder durch Abnahme der Blutzufuhr zu der Haut (Blässe) erfolgt. Auch die Thatsache, dass wir innerhalb gewisser Grenzen die Temperaturempfindung ganz vermissen, lässt sich nach dieser Theorie deuten: bei verschieden hoher Aussentemperatur bildet sich ja allmählich ein Gleichgewichtszustand in Bezug auf die Wärmeaufnahme und -abgabe der Haut aus.

Verschiedene Thatsachen machen indes dieser Hypothese Schwierigkeiten und haben ihrer Zeit HERING zur Aufstellung einer anderen Hypothese veranlasst. Nach dieser ist die Eigentemperatur des thermischen Apparates für die Temperaturempfindung das bestimmende. So oft derselbe an irgend einer Hautstelle eine Temperatur hat, welche über seiner Nullpunktstemperatur liegt, empfinden wir Wärme, im entgegengesetzten Falle aber Kälte. Die eine oder die andere Empfindung ist um so deutlicher oder stärker, je mehr die jeweilige Temperatur des thermischen Apparates von seiner Nullpunktstemperatur abweicht.

Diese Hypothese, welche zu einer Zeit aufgestellt wurde, wo die Sonderung der Temperaturnerven in Wärme- und Kältenerven noch nicht bekannt war, erklärt unschwer verschiedene Erscheinungen, welche der WEBER'schen Hypothese Schwierigkeiten machen, wie vor allem die Thatsache, dass man, wenn die äussere Temperatur gewisse Grenzen überschreitet, dauernd Wärme oder Kälte fühlt. Aber auch diese Hypothese reicht nicht aus, um allen vorliegenden Thatsachen eine befriedigende Deutung zu geben.

Es kann hier nicht auf eine Erörterung der betreffenden Thatsachen eingegangen werden, nur sei einer Erscheinung erwähnt, welche der theoretischen Deutung sehr grosse Schwierigkeiten bereitet. Diese Erscheinung ist die von v. FREY entdeckte Thatsache, dass Kältepunkte, wenn sie mit einem warmen Gegenstand in Berührung kommen, ansprechen und zwar mit der ihnen eigentümlichen, scharf umschriebenen Kälteempfindung. Diese Erregung der Kältepunkte durch die Wärme gelingt auf der Haut im allgemeinen erst bei Temperaturen von 45° C. an aufwärts. Hierher gehört auch die Empfindung von Frost beim Besteigen eines heissen Bades.

Dagegen scheint die Reizung der Wärmepunkte durch niedrigtemperierte Gegenstände keine Reaktion hervorzurufen.

Im Zusammenhange hiermit steht es auch, dass, nach ALRUTZ, die Empfindung von „heiss“ nur dadurch entsteht, dass Kälte- und Wärmepunkte gleichzeitig erregt werden; die Reizung der Wärmepunkte allein gebe nur Wärme- bezw. bei starker Reizintensität Schmerzempfindungen, aber keine Empfindung von heiss. Auch gleichzeitige Reizung der beiden Temperaturendapparate einer Hautregion mittelst zwei ineinander geflochtenen Spiralen, die eine mit warmem, die andere mit kaltem Wasser, löst eine Heissempfindung aus, während die Warmwasser-Spirale allein nur eine Wärmeempfindung hervorruft.

Die Endapparate der Temperaturnerven teilen mit anderen nervösen Apparaten die Eigentümlichkeit, dass sie in eine desto kräftigere Erregung gelangen, je schneller die Reizung erfolgt. Da die adäquate Reizung durch Wärmezufuhr oder Wärmeabgabe der Temperaturpunkte stattfindet, so können wir also sagen, dass die Reizung die wirksamere ist, bei welcher die Wärmezufuhr bezw. -abgabe rascher stattfindet.

Ferner begegnen wir hier verschiedenen Erscheinungen, welche bei den Sinnesempfindungen überhaupt zahlreiche Analogien haben. So ist die Stärke der Empfindung auch von der Grösse der gereizten Hautregion abhängig: wenn die ganze Hand in Wasser von 37° C. getaucht wird, so fühlt sich dieses Wasser wärmer an als Wasser von 40° C., wenn nur ein Finger hinein gesteckt wird.

Auch nach den Temperaturreizungen bleiben Nachwirkungen zurück. Die Empfindung verschwindet nicht sogleich nach Ende der Reizung, sondern dauert eine längere oder kürzere Zeit. Hierdurch erklärt sich folgende, von E. H. Weber erwähnte paradoxe Thatsache: wenn man die Haut der Stirn mit einem $+2^{0}$ R. kalten Metallstück etwa 30 Sekunden lang in Berührung bringt und dasselbe dann entfernt, so fühlt man noch ungefähr 20 Sekunden lang die Kälte an jenem Teile der Haut.

Die Veränderung der Hauttemperatur setzt die Erregbarkeit der beiden Arten von Temperaturnervenendigungen herab. Wenn man z. B. die eine Hand in mässig kaltes Wasser hält und die andere ruckweise eintaucht, so glaubt man in der letzteren Hand die Empfindung eines höheren Kältegrades zu haben. Kaltes Wasser wird von der erhitzten Haut weniger kalt als sonst empfunden.

Bei gleichzeitiger Reizung einer und derselben Hautregion mit Kälte und Wärme erscheint die Empfindung von Kälte früher als die von Wärme. Dementsprechend ist bei Reizung der Kältepunkte die Empfindung schärfer ausgeprägt und erreicht ihr Maximum schneller als die bei Reizung der Wärmepunkte ausgelöste Empfindung. Dieser Unterschied findet sich nicht bei elektrischer Reizung der Temperaturpunkte vor. Aus diesen Thatsachen zieht v. Frey den Schluss, dass die Wärmepunkte in den tieferen, die Kältepunkte in den oberflächlicheren Schichten der Haut liegen. Infolgedessen müsste die Temperaturveränderung durch eine dickere Hautlage gehen, um die Endorgane der Wärmenerven zu treffen.

§ 2. Die Druck- und Berührungsempfindungen.

Durch die Haut werden eine grosse Menge teilweise sehr verschiedenartiger Druckempfindungen vermittelt, deren nähere Analyse noch lange nicht durchgeführt ist. Durch den Drucksinn unterscheiden wir nicht allein Druck und Berührung, sondern erhalten auch Kenntnis davon, ob die Oberfläche eines Gegenstandes glatt oder rauh ist, ob ein Objekt spitz oder stumpf ist, ob es hart oder weich, fest oder tropfbarflüssig ist u. s. w. Hierher gehört ferner die Empfindung von Jucken, von Kitzeln und anderem dergleichen.

Es ist ganz sicher, dass diese verschiedenen Empfindungen nicht von den eigentlichen Drucknerven allein hervorgerufen werden, sondern hierbei spielen auch andere centripetale Nerven eine wesentliche Rolle. Wenn wir z. B. ein Objekt als hart auffassen, so ist diese Empfindung nicht allein durch die von dem betreffenden Objekt auf die Drucknerven ausgeübte Wirkung bedingt, sondern es kommt noch hinzu die Empfindung eines gewissen Widerstandes, welche von der Thätigkeit des sog. Bewegungssinnes ausgelöst wird (vgl. Kap. XVIII).

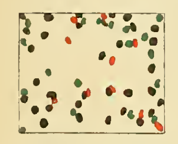
Da indes die verschiedenartigen Druckempfindungen weder in physiologischer noch psychologischer Beziehung genügend aufgeklärt sind, werde ich die folgende Darstellung nur auf die Druckempfindungen in ihrer einfachsten Form beschränken.

Blix wies durch punktförmige mechanische Reizung der Haut zuerst nach, dass der Drucksinn ebensowenig wie der Temperatursinn durch die ganze Haut ununterbrochen vorkommt und dass die Endapparate der die Druckempfindung vermittelnden Nerven getrennt von einander liegen und mit den End-

apparaten der Temperaturnerven nicht zusammenfallen. Fig. 48 zeigt nach Blix die Anordnung der Kälte-, Wärme- und Druckpunkte an einer kleinen Partie der Dorsalseite der linken Handwurzel.

Zum Nachweis der Druckpunkte bedient man sich eines kleinen und sehr leichten Hebels, der ein rechtwinklig davon ausgehendes Rosshaar trägt, und lässt den Hebel von geeigneter Höhe herabfallen, wodurch ein Stoss auf die Haut ausgeübt wird (Blix); eine andere Methode haben wir in den schon oben beschriebenen Reizhaaren v. Frey's (vgl. II, S. 72). Wenn man mit einem derartigen Apparat die Haut abtastet, bemerkt man schon bei der Näherung an einen Druckpunkt ein undeutlich beginnendes und dann deutlicher und stärker werdendes Gefühl, das sein Maximum erreicht, sobald man den Druckpunkt gerade trifft.

Die hierbei ausgelöste Druckempfindung stellt sich bei schwächster Berührung als ein zartes, dabei lebhaftes, häufig etwas kitzelndes Gefühl dar, ungefähr so, wie es entsteht, wenn man eines der Härchen auf der Haut bewegt; bei etwas stärkerem Druck gewinnt sie jedoch eine ganz charakteristische Qualität, es ist als ob ein kleines hartes Körnchen dort läge und in die Haut hineingedrückt würde, weshalb diese Empfindung von Goldscheider als „körniges“ Gefühl bezeichnet wird.



Figur 48. Die Anordnung der Kälte- (grün), Wärme- (rot) und Druckpunkte (schwarz) an einer kleinen Partie der Dorsalseite der linken Handwurzel. Nach Blix.

Auch durch Induktionsreize kann man die Druckpunkte aufsuchen. Bei monopolarer Reizung (vgl. II, S. 20) tritt an ihnen ein prickelndes Gefühl ein bei einer Stromstärke, welche zwischen ihnen keine Empfindung hervorruft. v. Frey, der die elektrische Reizung der Druckpunkte eingehend studiert hat, bemerkt, dass Induktionsströme selbst bis zu 130 Unterbrechungen des primären Stromes in der Sekunde diskontinuierlich empfunden werden, sowie dass auch der konstante Strom eine diskontinuierliche Erregung veranlasst. An gewissen Regionen der Haut (den Fingern, der Zungenspitze, dem roten Lippenrand) hat Sergi gefunden, dass einzelne mechanische Stösse bis zu einem Intervall von 0.001—0.002 Sekunden isoliert wahrgenommen werden können. Bei genügend starker mechanischer Reizung der Druckpunkte bleibt die Intensität der Empfindung nicht konstant, sondern ist mehr oder weniger deutlich oscillierend, wobei sie zu gleicher Zeit von dem anfänglichen Maximum ziemlich rasch absinkt. Bei gleichzeitiger Reizung einer grösseren Zahl von Druckpunkten verwischt sich in der Regel der oscillatorische Charakter der Erregung (v. Frey).

Dass die Haut es vermag, auch bei Reizung zwischen den Druckpunkten eine scharf lokalisierte Druckempfindung zu vermitteln, scheint wesentlich davon bedingt zu sein, dass sich der betreffende Druck durch die stattfindende Deformation der Haut, wenn auch in verminderter Intensität, auf angrenzende Druckpunkte verbreitet.

Goldscheider stellt sich, aber meiner Meinung nach ohne zureichenden Grund, vor, dass die durch Reizung der Haut ausserhalb der Druckpunkte auftretende Berührungsempfindung von besonderen Nerven, den Gefühlsnerven, ausgelöst werde. Diese Nerven würden die Haut allseitig, ohne bestimmt erkennbaren Typus der Verzweigung, durchziehen und jeden Punkt der Haut zu einem fühlenden machen, während die Drucknerven einer specifischen Sinnesthätigkeit dienen sollten.

Die Druckpunkte sind wesentlich nach den Haaren angeordnet. Jedes Haar hat einen Druckpunkt nahe seiner Austrittsstelle und in der Projektion des schiefstehenden Balges auf die Oberfläche (v. Frey). Man kann indes nicht sagen, dass die Zahl der Druckpunkte ganz genau zusammenfällt mit der Zahl der Haare. Erstens stehen die Haare häufig

paarweise oder zu dritt und dann so eng beisammen, dass es nicht immer gelingt, das Vorhandensein gesonderter Druckpunkte nachzuweisen. Ausserdem finden sich innerhalb der behaarten Flächen verstreute Druckpunkte, denen kein Haar entspricht. Nach v. Frey kommen die haarlosen Druckpunkte nur vereinzelt vor, während Goldscheider den Raum zwischen den Haaren mit Druckpunkten dicht erfüllt zeichnet, was v. Frey als einen entschiedenen Irrtum bezeichnet (vgl. jedoch § 4).

Die Reizung der Druckpunkte scheint durch die von der Belastung bezw. dem Druck bedingte Deformation der Haut ausgelöst zu werden. Wenn ein Druck ganz gleichmässig auf die Haut einwirkt, so ruft er keine Empfindung hervor, wie am besten aus der Thatsache hervorgeht, dass wir den Druck der Atmosphäre nicht fühlen. Auch folgender, zuerst von Meissner gemachter Versuch zeigt dasselbe. Taucht man die Hand in Wasser oder Quecksilber von der Temperatur der Haut, so entsteht in keinem Teil der untergetauchten Hautfläche eine Empfindung, so lange Bewegung der Hand oder Berührung der Gefässwände vermieden wird. Dagegen treten Empfindungen an der Grenzlinie zwischen Flüssigkeit und Luft auf.

Wenn eine Belastung eine längere Zeit auf der Haut ruht, so wird sie als andauernde, obgleich an Stärke abnehmende erkannt, wenn sie nicht zu klein ist, in welchem Falle sie nur im Moment des Aufsetzens gefühlt wird. Die Entlastung wird natürlich nur dann erkannt, wenn die Belastung so gross ist, dass sie die ganze Zeit hindurch empfunden wird. Häufig überdauert die Empfindung den Reiz, wahrscheinlich infolge der Deformation, welche derselbe in der Haut für einige Zeit zurücklässt.

In Bezug auf die anatomischen Gebilde, welche die Endapparate der Drucknerven darstellen, vgl. § 4.

§ 3. Der sogenannte Ortssinn.

Wenn man bei einem anderen Menschen die Haut irgendwo mit einer Nadelspitze reizt, so kann dieser auch mit geschlossenen Augen genau die Stelle der Haut bezeichnen, welche von der Nadel getroffen wurde.

Diese Fähigkeit, eine Hautreizung nach dem richtigen Orte zu verlegen (der Ortssinn), wurde zuerst von E. H. Weber näher untersucht und zwar in der Weise, dass er die beiden abgestumpften Spitzen eines Zirkels gleichzeitig auf die Haut aufsetzte und prüfte, in welcher gegenseitigen Entfernung diese von der Versuchsperson noch als zwei unterschieden werden konnten. Je geringer diese Entfernung bei verschiedenen Hautstellen war, um so grösser war natürlich die Fähigkeit der Haut, den Ort einer Reizung zu lokalisieren.

Diese Fähigkeit ist an verschiedenen Hautstellen eine sehr verschiedene.

Die folgende Zusammenstellung enthält die von Weber ermittelten mittleren Werte.

Kleinste wahrnehmbare Entfernung der zwei Spitzen; mm (abgerundet)	Hautstelle
1	Zungenspitze.
2	Volarseite des letzten Fingergliedes.
4.5	Roter Lippenrand, Volarseite des 2. Fingergliedes.
7	Dorsalseite des 3. Fingergliedes, Nasenspitze, Volarseite des Cap. oss. metacarpi.
9	Mittellinie des Zungenrückens. Zungenrand, nicht roter Teil der Lippen. Metacarpus des Daumens.
11	Plantarseite des letzten Zehengliedes, Rückenseite des 2. Fingergliedes, Backen, äussere Oberfläche des Augenlids.
16	Haut über dem vorderen Teil des Jochbeins, Plantarseite des Mittelfussknochens der grossen Zehe, Dorsalseite des 1. Fingergliedes.
23	Haut über dem hinteren Teil des Jochbeins. Stirn, hinterer Teil der Ferse.
27	Behaarter unterer Teil des Hinterhaupts.
31	Rücken der Hand.
33	Hals unter der Kinnlade. Scheitel.
41	Kreuzbein. Haut über den Glutäen, Unterarm, Unterschenkel, Fussrücken.
45	Brustbein.
54	Nackenhaut, Rückenhaut über den 5 oberen Brustwirbeln und in der Lenden- und unteren Brustgegend.
68	Rückenhaut an der Mitte des Halses und des Rückens. Mitte des Oberarms und des Oberschenkels.

Die betreffenden Abstände sind also am Rumpf am grössten und nehmen immer mehr ab, je mehr man sich den Enden der Extremitäten nähert: den kleinsten Abständen begegnen wir (wenn wir von der Zungenspitze absehen) an der Volarseite des letzten Fingergliedes, d. h. gerade bei demjenigen Teil der Haut, der zum feinsten Tasten benutzt wird und bei welcher die Unterscheidung kleinster Entfernungen am notwendigsten ist.

Unsere Fähigkeit, kleine Entfernungen mit der Haut zu unterscheiden, hat indes hier noch nicht ihre Grenze. Erstens kann man sie, wie die Erfahrungen an Blinden ergeben, durch Übung noch verfeinern, und zweitens ist sie bei isolierter Reizung zweier Druckpunkte viel grösser als bei den soeben mitgeteilten Versuchen; unter Umständen kann man sogar bei einer Entfernung von nur 0.1 mm die beiden gleichzeitig gereizten Punkte von einander unterscheiden (Goldscheider).

Auch bei isolierter Reizung der Druckpunkte finden sich indes die schon erwähnten Unterschiede zwischen verschiedenen Hautstellen vor, wie aus folgender Zusammenstellung hervorgeht.

Kleinste wahrnehmbare Distanz; mm	Hautstelle
0.1	Nagelglied volar.
0.1—0.2	Kleinfingerballen.
0.1—0.5	Handteller.
0.2—0.4	Daumenballen, 1. und 2. Phalange volar.
0.3	Nase, Kinn, Hohlhandwülste an den Fingergelenken.
0.3—0.8	Handrücken, Nagelglied dorsal, 1. und 2. Phalange dorsal.

Kleinste wahrnehmbare Distanz; mm	Hautstelle
0.4—1.0	Wange, Unterarm, Oberarm, Brust, Stirn, Schwimmhaut zwischen den Fingern, Fussrücken, Fusssohle.
1.0—2.0	Unterschenkel, Kopfhaut, Bauch.
3.0	Oberschenkel.
4.0—6.0	Rücken.

In Bezug auf die kleinsten noch unterscheidbaren Entfernungen hat man weiter gefunden, dass sie in der Querrichtung kürzer als in der Längenrichtung sind, sowie dass sie mit dem Abstand der untersuchten Hautstelle von der Drehungsaxe des betreffenden Körperteils abnehmen, wie z. B. am Oberarm oben 53.8, unten 44.6; am Unterarm oben 41.2, unten 22.5; an der Hand oben 20.4, unten 7.8; an dem 3. Finger oben 7.5, unten 2.5 mm (Vierordt).

Ferner wird der Ortssinn durch Ermüdung, durch Anämie, durch Kälte u. s. w. herabgesetzt, sowie durch Hyperämie der Haut verfeinert; Kinder haben einen feineren Ortssinn als Erwachsene.

Eigentlich ist es sehr merkwürdig, dass wir zwei gleichzeitig auf die Haut angesetzte Spitzen als zwei unterscheiden können. Denn die Reizung, welche die eine Spitze ausübt, muss ja vollkommen gleich derjenigen sein, welche von der anderen ausgeübt wird. Da wir nun aber das Vermögen haben, sie als zwei zu empfinden, so folgt, dass sich die Druckempfindungen, welche durch eine gleichartige und gleichstarke Reizung verschiedener Hautstellen hervorgerufen werden, durch eine bestimmte Eigentümlichkeit unterscheiden.

Da wir zwei gleichzeitig gereizte Stellen unserer Haut um so leichter unterscheiden können, je entfernter sie voneinander liegen, so folgt weiter, dass der soeben erwähnte Unterschied zwischen den von verschiedenen Hautstellen hervorgerufenen Empfindungen um so grösser ist, je entfernter diese Hautstellen von einander liegen.

Diese vom Ort der Reizung abhängige Verschiedenheit der ausgelösten Empfindungen nennt man seit Lotze Lokalzeichen. Da jede Empfindung in letzter Hand durch Vorgänge im Gehirn entsteht, so kann man auch die Lokalzeichen als spezifische Eigentümlichkeiten der durch die Reizung verschiedener Drucknerven erregten Abschnitte des Gehirns auffassen. Grob schematisch kann man sich dies in der Weise vorstellen, dass jeder Drucknerv in irgend einer Weise mit einer besonderen Nervenzelle verbunden ist und dass die Erregung dieser Nervenzelle eine spezifische Färbung der Empfindung hervorbringt, welche diese von allen anderen Druckempfindungen unterscheidet.

Diese Verschiedenheiten der centralen Endigungen der Drucknerven sind ohne Zweifel angeboren; darum will ich aber nicht behaupten, dass dies auch mit der so exakten Projektion der Druckempfindungen nach verschiedenen Teilen der Haut der Fall sein muss. Wissen wir ja schon, wie die Unterscheidungsfähigkeit durch Übung in einer ausserordentlichen Weise verfeinert werden kann. Es ist daher sehr wohl möglich, dass

die betreffende Projektion ein Resultat der Erfahrung darstellt und dass bloss die Verschiedenheit der Lokalzeichen angeboren ist. — Auf eine nähere Erörterung der sich an den Ortssinn knüpfenden Fragen müssen wir jedoch hier verzichten: bei der Darstellung der physiologischen Bedeutung der Bewegungsempfindungen werden wir indes auf die Lokalisation der Druckempfindungen zurückkommen müssen.

Auch die Temperaturpunkte der Haut besitzen einen Ortssinn, welcher jedoch, wie es scheint, nicht so fein wie der Ortssinn der Drucknerven ausgebildet ist, auch scheinen die Kältepunkte einen feineren Ortssinn als die Wärmepunkte zu besitzen.

Nach GOLDSCHEIDER variieren die Minimalwerte für die Entfernung, in welcher die Reizung zweier Temperaturpunkte noch unterschieden werden kann, bei verschiedenen Hautstellen für die Kältepunkte zwischen 0.8 und 3 mm, für die Wärmepunkte zwischen 2 und 5 mm.

Den, besonders in der Fovea centralis so hoch entwickelten Ortssinn der Netzhaut werden wir in Kapitel XXI näher studieren.

§ 4. Der Schmerz.

Wenn eine Hautstelle einer allzu starken oder allzu langedauernden oder allzu oft wiederholten Reizung ausgesetzt wird, so wird dadurch eine eigentümliche, peinliche Empfindung, der Schmerz, ausgelöst. Diese Empfindung breitet sich bei genügender Stärke der Reizung in unserer Vorstellung mehr oder weniger weit ausserhalb der direkt gereizten Hautstelle aus. Bei sehr starker Intensität des schmerzenden Eingriffes können Krampfanfälle, Bewusstlosigkeit, ja Geistesstörungen hervorgerufen werden.

Die Schmerzempfindungen, deren wichtige Aufgabe es ist, unsere Aufmerksamkeit auf allerlei schädliche Einflüsse zu richten, welche uns sonst den grössten Nachteil bringen könnten, werden nicht allein durch die Haut, sondern auch durch andere Körperteile vermittelt. Krankhafte Prozesse in den inneren Organen des Körpers oder in den Gelenken werden oft von Schmerz begleitet. Wenn die Muskeln irgendwo in unserem Körper krampfhaft zusammengezogen werden, wie z. B. beim Wadenkrampf, so entsteht ein starker Schmerz, ja schon das Gefühl einer starken Ermüdung in den Muskeln nach einer angestrengten Arbeit steht auf der Grenze zu den schmerzhaften Empfindungen. Ebenso ruft ein Druck auf das Auge Schmerz hervor. Hierher gehören ferner Zahnschmerzen, die Wehenschmerzen der Gebärmutter, Ohrenschmerzen, Kopfweh u. s. w.

Übrigens ist es sehr schwierig, zwischen den wirklichen Schmerzen und dem Unlustgefühl eine bestimmte Grenze zu ziehen. Hohe Töne sind äusserst unangenehm, ebenso Schwebungen und schnelle Intensitätsschwankungen der Beleuchtung; schlecht riechende und schlecht schmeckende Substanzen rufen Übelkeit hervor. Mehrere von diesen und anderen analogen Sensationen üben bei gewissen Individuen wenigstens eine ganz ähnliche Wirkung aus, als schmerzhafte Eingriffe dies thun.

Nur die von der Haut ausgelösten schmerzhaften Empfindungen sind einer genaueren Analyse unterworfen worden.

Der Hautschmerz hat nicht immer einen und denselben Charakter, sondern zeigt oft beträchtliche Verschiedenheiten, welche vor allem von einer verschiedenen Kombination

der verschiedenen Hautempfindungen sowie auch von der Ausbreitung und dem zeitlichen Verlauf des Schmerzes bedingt sind.

Ein brennender Schmerz ist ein Schmerz, der von einer Wärmeempfindung begleitet wird; bei einem stechenden Schmerz ist der Eingriff auf einen kleinen Hautbezirk begrenzt; als schneidend bezeichnen wir einen Schmerz, der sich mit einer gewissen Schnelligkeit über eine räumlich ausgedehnte Körperstrecke verbreitet; ein klopfender Schmerz entsteht, wenn der Schmerz mit dem Puls kommt und vergeht, wie es z. B. bei den Entzündungsschmerzen der Fall ist, wo die Pulsationen eine Steigerung des Gewebedruckes verursachen u. s. w.

Gleichwie der Schmerz unter allen unseren Sinnesempfindungen sich am meisten auf unser eigenes Ich bezieht, so wird er auch hinsichtlich seiner Intensität in dem höchsten Grade von uns selbst beeinflusst. Wenn wir uns zufälliger Weise mit einem Messer eine Wunde beibringen, so verursacht dies im allgemeinen keinen nennenswerten Schmerz, auch wenn die Wunde ziemlich tief ist. Wissen wir aber von vornherein, dass man eine kleine Operation an uns machen will, und sei es auch nur ein Stich in den Finger, um eine Blutprobe zu bekommen, so thut der geringfügige Eingriff schon ganz weh. Hieraus folgt, dass die Vorstellung vom Schmerz dessen Stärke wesentlich vermehrt.

Wenn man die Aufmerksamkeit auf einen gewissen Körperteil intensiv lenkt, so kann man in demselben Sensationen hervorrufen, indem eine Menge von Empfindungen von Spannung, Kriechen, Druck u. s. w., welche von der Erweiterung der Arterien bei der Herzsystole, von dem Drücken der Kleider u. s. w. bedingt sind und die sonst unserer Aufmerksamkeit ganz entgehen, hierdurch deutlich in das Bewusstsein eintreten. Allmählich werden diese Empfindungen immer unangenehmer und endlich geradezu schmerzhaft.

Bei Krankheiten, die von Schmerz begleitet werden, ist der Schmerz oft stärker in der Nacht als während des Tages. Dies dürfte ganz einfach davon abhängig sein, dass wir am Tage unsere Aufmerksamkeit auf vielerlei verschiedene Dinge lenken und sie daher nicht so ausschliesslich, wie dies in der Nacht der Fall ist, auf den schmerzenden Körperteil richten.

Wenn man absichtlich die Aufmerksamkeit scharf auf ein bestimmtes Objekt lenkt, so kann man in der That mehr oder weniger vollständig den Schmerz, und nicht nur dessen Äusserungen, unterdrücken. In dieser Hinsicht ist folgende Aufzeichnung von Immanuel Kant sehr charakteristisch. Er litt von Zeit zu Zeit an gichtischen Zufällen, welche, wie bekannt, sehr peinlich sind. „Aus Ungeduld, am Schlafen mich gehindert zu fühlen“, schreibt er, „griff ich bald zu meinem stoischen Mittel, meine Gedanken mit Anstrengung auf irgend ein von mir gewähltes gleichgültiges Objekt, was es auch sei (z. B. auf den viel Nebenvorstellungen enthaltenden Namen Cicero) zu heften: mithin die Aufmerksamkeit von jener Empfindung abzulenken; dadurch diese dann, und zwar schleunig, stumpf wurde und so die Schläfrigkeit sie überwog, und dieses kann ich jederzeit, bei wiederkommenden Anfällen dieser Art in den kleineren Unterbrechungen des Nachtschlafes mit gleich gutem Erfolg wiederholen. Dass aber dieses nicht etwa bloss eingebildete Schmerzen waren, davon konnte mich die des anderen Morgens früh sich zeigende glühende Röte der Zehen des linken Fusses überzeugen.“

Wenn auch nicht alle Menschen dieselbe starke Willenskraft als Kant besitzen, so können wir indes aus seinem Beispiel finden, dass wir uns dahin erziehen können, den Schmerz in einem gewissen Grade zu unterdrücken, gleichwie wir uns gewöhnen können, einen Schmerz zu ertragen, ohne durch lautes Wehklagen ihn auszuposaunen.

Der Ausdruck des Schmerzes darf also nicht als Mass der Schmerzintensität aufgefasst werden. Es trifft zu, dass ein willensstarker Mensch einen sehr heftigen Schmerz fühlt, ohne eine Miene zu verändern, während ein anderer bei

einem Nadelstich laut aufschreit. Auf der anderen Seite dürfen wir aber nicht die in mannigfachster Weise sowohl bei Tieren wie beim Menschen bestätigte Erfahrung vergessen, dass die Empfindlichkeit für Schmerzen und schmerzhafte Eingriffe bei verschiedenen Individuen in der That eine sehr verschiedene ist. Da also niemand sicher wissen kann, wie stark der Schmerz ist, den ein anderer fühlt, dürfen wir auch den Schmerzäusserungen bei anderen unsere Teilnahme nicht versagen.

Worin die eigentliche physiologische Ursache der Schmerzempfindung liegt, ist sehr schwierig zu entscheiden.

Da wir wissen, wie der durch eine genügend starke Reizung ausgelöste Schmerz bei verschiedenen Körperteilen einen ganz verschiedenen Charakter hat, wie z. B. die durch hohe Temperatur ausgelösten Schmerzempfindungen von den durch starke Kälte vermittelten differieren, wie der Schmerz bei Muskelkrämpfen, bei erhöhtem intraokularen Druck u. s. w. verschiedenartig ist, wie die bei entzündlichen Prozessen auftretenden Schmerzen je nach dem entzündeten Organ einen verschiedenen Charakter darbieten, so liegt unzweifelhaft die Annahme am nächsten, dass der Schmerz durch eine übermaximale Erregung der gewöhnlichen centripetalen Nerven der verschiedenen Körperteile hervorgerufen sei.

Die Thatsache, dass bei gewissen Erkrankungen im centralen Nervensystem die Schmerzempfindungen verloren gegangen sind, ohne dass die gewöhnlichen Tastempfindungen in einem wesentlicheren Grade gelitten haben, spricht nicht gegen diese Hypothese. Man könnte sich ja denken, dass das zum Hervorrufen der Schmerzempfindung notwendige Maximum der Erregung wegen der Krankheit nicht mehr erzielt würde, obgleich die Reizschwelle etwa unverändert geblieben wäre, und man könnte diese Annahme mit der Erfahrung Schiff's in Zusammenhang bringen, dass die Durchschneidung der grauen Substanz des Rückenmarkes die Schmerzempfindungen aufhebt, ohne auf die Tastempfindungen einzuwirken.

Von dieser Erfahrung ausgehend, stellt man sich vielfach vor, dass die Leitung der schmerzhaften Eindrücke gerade durch die graue Substanz erfolge und dass die Empfindung des Schmerzes durch eine in den Nervenzellen der grauen Substanz stattfindende Summation ausgelöst werde. Es liegen auch zahlreiche Beobachtungen vor, die da zeigen, dass an und für sich schmerzlose taktile Reize, wenn sie genügend oft wiederholt werden, einen unter Umständen starken Schmerz hervorrufen.

Durch die Einschaltung von Nervenzellen in die Leitungsbahn wird die Fortpflanzung der Erregung im allgemeinen verzögert. Dementsprechend hat man gefunden, dass unter Umständen eine Hautreizung zwei von einem empfindungslosen Intervall getrennte Empfindungen hervorruft, von denen die sekundäre bei noch nicht schmerzhafter Intensität der primären Empfindung schmerzhaft sein kann (Gad und Goldscheider); die schneller eintretende primäre Empfindung würde dann durch die wesentlich in den Rückenmarkssträngen fortgepflanzte Erregung ausgelöst sein, während die Erregung, welche den Weg durch die graue Rückenmarkssubstanz eingeschlagen hätte, die sekundäre, schmerzhafte Empfindung verursacht hätte.

Auch die bei stärkerer Reizung stattfindende Irradiation des Schmerzes sowie die bei krankhaften Prozessen häufigen schmerzhaften Mitempfindungen scheinen für die Beteiligung der grauen Substanz zu sprechen.

Wenn auch diese und andere Erfahrungen von dem Gesichtspunkte aus erklärt werden können, dass die schon besprochenen sensiblen Hautnerven die Schmerzempfindungen vermitteln, so stellen sie indes keinen entscheidenden

Beweis dafür dar. Was ergiebt nun die Untersuchung der verschiedenen Sinnespunkte der Haut?

In einer Hinsicht herrscht zwischen den Autoren, welche sich mit dieser Frage beschäftigt haben, eine erfreuliche Übereinstimmung, nämlich darin, dass sowohl die mechanische (mittelst einer eingestochenen Nadel) als die adäquate Reizung der Temperaturpunkte keinen Schmerz hervorruft (Goldscheider u. a.). Auch wenn ein Wärmepunkt mit sehr warmem Wasser geprüft wird, so giebt er nur ein brennend warmes Gefühl, aber keinen Schmerz. Der Wärmeschmerz dürfte also als eine durch die Reizung der Wärmenerven gefärbte Schmerzempfindung aufzufassen sein, wenn nicht die Analgesie der Wärmepunkte bei adäquater Reizung davon bedingt ist, dass die gereizte Fläche zu klein gewesen ist, denn es ist ja eine allgemein bekannte Thatsache, dass die Grösse der gereizten Hautstelle für die Schmerzempfindung eine sehr wesentliche Bedeutung hat.

Blix wies nach, dass man an verschiedenen Hautstellen eine Nadel tief in die Haut hinein stechen kann, ohne einen Schmerz hervorzurufen. Die Nerven, welche den Schmerz vermitteln, kommen also nicht überall in der Haut vor. Weder Blix noch Goldscheider sahen sich indes veranlasst, die Existenz besonderer Schmerznerven mit eigenen Endorganen („Schmerzpunkten") anzunehmen, sondern stellten sich vor, dass die Schmerzempfindungen der Erregung der Drucknerven ihr Entstehen verdanken. Dem gegenüber ist v. Frey für besondere Schmerznerven entschieden eingetreten und bringt unter anderem für deren Existenz folgende Gründe vor.

Unter Beachtung gewisser Vorsichtsmassregeln ruft die mechanische Reizung der Haut mittelst der Reizhaare eine rein schmerzhafte Empfindung ohne vorgängige oder begleitende Druckempfindung hervor. (Dass die Schmerzpunkte dort, wo sie in der Nachbarschaft der Druckpunkte liegen, mechanisch nicht isoliert erregt werden können, lässt sich unschwer begreifen.)

Die durch mechanische Reize der Schmerzpunkte auslösbare Empfindung ist in sehr auffälligem Grade von der Dauer des Reizes abhängig. Schwache Reize haben demnach eine Latenzdauer, die sich unter Umständen über viele Sekunden erstrecken kann (vgl. II, S. 92).

Setzt man das Reizhaar auf einen Druckpunkt, so tritt die Empfindung augenblicklich auf, verblasst aber sofort wieder und wird meist nach kurzer Zeit unmerklich. Auf dem Schmerzpunkte tritt dagegen die Wirkung verspätet ein, gewinnt allmählich an Stärke, um nach Erreichung eines Maximums wieder abzunehmen. Ist bei Aufhören des Reizes noch Empfindung vorhanden, so verschwindet dieselbe nur langsam. Damit hängt zusammen, dass oscillierende, elektrische oder mechanische Reize (von etwa 5 pro Sekunde an) auf dem Schmerzpunkt in der Regel zu einer kontinuierlichen Empfindung verschmelzen, während der Druckpunkt 130 Stromstösse in der Sekunde noch sehr wohl unterscheiden kann.

Drückt man den Kopf einer Stecknadel für einen Augenblick in die Haut, so folgt sehr häufig auf die dem Reize zeitlich entsprechende Druckempfindung nach einem kurzen, empfindungslosen Intervall eine zweite, schmerzhafte Empfindung (vgl. II, S. 92). Nur Schmerzpunkte in der Nähe von Druckpunkten zeigen diese Erscheinung. Auf schmerzfreien Druckpunkten fehlt aber die schmerzhafte Nachwirkung, und auf isoliert erregbaren Schmerzpunkten die den Reiz begleitende Druckempfindung, während die schmerzhafte Nachempfindung deutlich auftritt.

Endlich giebt v. Frey an, dass für solche Reize, welche die Aichung nach Druckeinheiten erlauben (vgl. II, S. 72), die Empfindlichkeit der Nervenenden des Drucksinnes etwa 1000fach grösser als die der Schmerznerven ist, während bei sehr kleiner Reizfläche die Schmerzpunkte empfindlicher sind als die Druckpunkte. Mit dieser Wirkung kleiner Flächen stellt v. Frey die Erfahrung zusammen, dass die Berührung mit eckigen, scharfkantigen Gegenständen sehr leicht und im unmittelbaren Anschluss an die Druckempfindung schmerzhaft wird. Man ist daher bestrebt, die Gebrauchsgegenstände mit glatten und abgerundeten Flächen zu versehen.

Über die topographische Verteilung der Schmerzpunkte finden wir bei v. Frey u. a. die Angabe, dass auf dem Handrücken über dem Metacarpus des Ringfingers 16 Schmerzpunkte gegen 2 Druckpunkte in 12.5 qmm nachgewiesen wurden, d. h. also 1.3 Schmerzpunkte auf 1 qmm.

Über die anatomischen Gebilde, welche als Endorgane der Druck- und der Schmerznerven möglicherweise dienen können, ist v. Frey auf Grund von Erwägungen, welche ich hier übergehen muss, zu folgenden Schlüssen gekommen, die ich hier nur unter aller Reservation kurz mitteile.

Unter den bekannten sensiblen Nervenendigungen der unbehaarten Haut giebt es nur eine einzige Form, welche die Forderung genügender Häufigkeit erfüllt, um als Organ der Druckpunkte dienen zu können, nämlich die Tastkörperchen von Meissner. Nach dem Entdecker derselben finden sich z. B. am Metacarpus des kleinen Fingers im qmm 1—2 Tastkörperchen, was mit der Anzahl der Druckpunkte an gleicher Stelle gut übereinstimmt.

Diese Körperchen sind aber ganz überwiegend auf die unbehaarten Körperteile beschränkt. Was die an den Haaren befindlichen Druckpunkte betrifft, so haben die anatomischen Untersuchungen unter anderem gezeigt, dass ein Nervenkranz dicht unter der Mündung der Talgdrüsen den Haarbalg umgiebt und mit seinen Ausläufern bis an die Glashaut vordringt; dieser Nervenkranz, der mit der grössten Regelmässigkeit an jedem Haar vorkommt, sei der Endapparat der nach den Haaren angeordneten Druckpunkte.

Die Schmerzempfindung wird wahrscheinlich durch Reizung mehr oberflächlich liegender Endapparate ausgelöst. Näher der Oberfläche als die Tastkörperchen sind nur die intraepithelialen freien Nervenendigungen, welche daher als die Organe der (oberflächlichen) Schmerzempfindung der Haut zu betrachten sind. Der überall vorhandenen Schmerzhaftigkeit der Haut entspricht das sehr verbreitete Vorkommen der freien Endigungen im Epithel.

Litteratur: M. G. Blix, Zeitschr. für Biologie, Bd. XX, XXI; 1884, 1885. — M. v. Frey, Abhandl. d. mathem.-phys. Cl. der königl. sächs. Ges. d. Wiss., Bd. XXIII, No. III, 1896. — A. Goldscheider, Arch. für Anat. und Physiol., physiol. Abt. 1885, Supplement-Bd. — A. Goldscheider, Über den Schmerz. Berlin 1894.

ACHTZEHNTES KAPITEL.

Die Organempfindungen.

Als Organempfindungen fasse ich alle diejenigen Empfindungen und Vorstellungen zusammen, welche nicht durch äussere Reize, sondern durch innere Vorgänge in verschiedenen peripheren Organen ausgelöst werden; die in den Sinnesorganen, welche normal nur durch äussere Einwirkungen erregt werden, sowie in deren centripetalen Leitungsbahnen und nervösen Centren durch irgendwelche krankhaften Prozesse hervorgerufenen und zum Bewusstsein dringenden Empfindungen gehören selbstverständlich nicht hierher.

Unter den in dieser Weise definierten Organempfindungen sind in erster Linie diejenigen zu nennen, welche, wie schon bemerkt (vgl. II, S. 66), die Ursache unserer allgemeinen Gefühlsstimmung darstellen; ihre Analyse ist vorläufig noch nicht so weit fortgeschritten, dass sie hier eine nähere Berücksichtigung finden können. Ferner gehören hierher die unter Umständen von den inneren Organen ausgelösten Schmerzempfindungen, über deren nähere Bedingungen uns noch nichts Sicheres bekannt ist.

Die einzigen bis jetzt eingehender studierten Organempfindungen sind diejenigen, durch welche wir uns Vorstellungen bilden über die Lage unseres Körpers und seiner einzelnen Teile (Kopf, Rumpf, Extremitäten), sowie über den Umfang, die Intensität und die Richtung unserer Bewegungen; diese tragen in einem sehr erheblichen Grade zur Regulierung unserer Bewegungen bei und haben ausserdem eine sehr grosse Bedeutung für die psychologische Verarbeitung unserer Sinneseindrücke, auch derjenigen, welche durch äussere Einwirkungen entstehen. Sie haben also, obgleich sie im Vergleich zu den letzterwähnten in der Regel nur undeutlich und unbestimmt erscheinen, für unsere körperlichen und psychischen Verrichtungen eine sehr grosse Bedeutung.

Diese Empfindungen können in zwei übrigens nicht scharf von einander zu trennende Gruppen geteilt werden, und zwar umfasst die eine Gruppe diejenigen, durch welche wir die Bewegungen unseres Körpers,

deren Richtung und Intensität wahrnehmen; zu der anderen Gruppe gehören die noch weniger scharf hervortretenden centripetalen Erregungen, durch welche wir uns Vorstellungen über die Orientierung unseres Körpers bilden. Das anatomische Substrat der Bewegungsempfindungen und der Lagevorstellungen wird teils von den sensiblen Nervenendigungen in den Muskeln, den Sehnen, den Gelenken, der Haut, teils auch von solchen in gewissen Abschnitten des inneren Ohres (Bogengänge und Otolithensäckchen) abgegeben.

§ 1. Die Bewegungsempfindungen.

Auch ohne die Mitwirkung des Sehorganes besitzen wir eine sehr genaue Vorstellung von der Lage unserer Glieder. Wird z. B. der eine Arm passiv in eine gewisse Stellung gebracht, so kann man mit geschlossenen Augen den anderen Arm in genau dieselbe Stellung bringen. Mit geschlossenen Augen hat man eine sehr genaue Vorstellung von den Lageveränderungen der Glieder, von der Richtung, in welcher sie ausgeführt werden, und der Geschwindigkeit, mit welcher sie erfolgen. Durch Heben eines Gewichtes kann man dessen Schwere sehr genau schätzen.

Diese und andere gleichartige Empfindungen werden von verschiedenen Autoren mit verschiedenen Namen bezeichnet und zwar als dem Bewegungs-, dem Muskel-, dem Kraftsinn u. s. w. gehörig.

Schon diese Verschiedenheit der Benennung zeigt uns, dass die Ansichten über die wirkliche Ursache der betreffenden Empfindungen sehr schwankend sind. Nach einigen, wie Ch. Bell und E. H. Weber, sollen sie durch Reizung sensibler Muskelnerven ausgelöst werden; andere, wie Lotze und Schiff, stellen sich vor, dass sie durch die bei verschiedener Stellung der Extremitäten stattfindende verschiedene Faltung der Haut hervorgerufen werden; nach Bernhardt sollen die sensiblen Nerven der Haut, Fascien und Periost, sowie die durch die Muskeln gehenden Nervenstämme die Muskelempfindungen verursachen; Lewinski sucht ihre Ursache in der Erregung der Gelenks- und Knochennerven; zahlreiche Autoren, wie Leyden, Meynert, Nothnagel und andere, nehmen endlich an, dass bei deren Zustandekommen mehrere verschiedene centripetale Nervenarten beteiligt sind.

Wenn es gilt, einen Gegenstand mit der Hand zu heben, so geben wir in der bei weitem grossen Mehrzahl der Fälle unseren Muskeln einen Impuls, der gerade genügt zu dem betreffenden Zwecke und weder zu schwach, noch zu stark ist. D. h. wenn es einen uns bekannten Gegenstand gilt, können wir den Willensimpuls ganz genau nach der zu leistenden Arbeit abstufen. Hieraus hat man die Schlussfolgerung gezogen, dass bei der Wahrnehmung aktiver Bewegungen das Gefühl der centralen Innervation massgebend sei.

Es ist in der That leicht nachzuweisen, dass wir mit dem Willensimpuls sofort die Vorstellung der Bewegung verknüpfen, so dass wir dieselbe für wirklich ausgeführt halten, wenn sie auch gar nicht eingetreten ist. Geben ja Amputierte ganz bestimmt an, dass sie bei der Intention, das längst verlorene Bein zu beugen, deutlich fühlen, wie sich die nicht mehr vorhandenen Muskeln zusammenziehen.

Sternberg hat unlängst einen leicht nachzumachenden hierhergehörigen Versuch beschrieben. Handteller, Mittel-, Ringfinger und kleiner Finger der rechten Hand werden mit der Volarseite fest an die Tischplatte angedrückt, Zeigefinger und Daumen, letzterer in Abduktionsstellung, ragen über den Rand derselben hinaus. Unter die Gegend des

Carpus wird eine Unterlage von 1—2 cm Höhe gebracht. Nun wird mit der linken Hand das Metacarpophalangealgelenk des Zeigefingers, sowie das Gelenk zwischen Grund- und Mittelphalange möglichst stark gebeugt. Die Endphalange des Zeigefingers ist nun aktiv unbeweglich; intendiert man jetzt, ohne auf die Hand zu blicken, eine Beugung dieser Phalange, so glaubt man dieselbe wirklich auszuführen. Ein Blick auf den Finger lehrt, dass dies eine Täuschung ist.

Das centrale Innervationsgefühl, welche Bedeutung es auch haben mag, ist indes nicht das allein bestimmende: schon die Ausbildung unserer Fähigkeit, die zur Hebung verschiedener Gegenstände notwendigen Bewegungsimpulse richtig abzustufen, geschieht unter stetiger Beteiligung centripetaler Erregungen, welche uns über das Resultat der abgegebenen Impulse benachrichtigen. Es lässt sich auch ohne Schwierigkeit zeigen, dass das Resultat eines Willensimpulses in der Regel durch centripetale Erregungen kontrolliert wird. Wenn wir nämlich die Schwere eines zu hebenden Gegenstandes unrichtig beurteilen und den Gegenstand z. B. für schwerer halten, als er in der That ist, so geben wir einen zu starken Willensimpuls: infolgedessen wird der Gegenstand nun beträchtlich höher gehoben, als beabsichtigt war, und wir erhalten sogleich die Nachricht davon, auch wenn die Augen abgewendet sind. Ganz entsprechender Weise erhalten wir auch die Nachricht, ob der Willensimpuls zu schwach gewesen ist.

Wenn also bei den aktiven Bewegungen die Beteiligung centripetaler Erregungen unzweifelhaft vorhanden ist, so muss dasselbe in einem noch höheren Grade von passiven Bewegungen gelten. Welches sind nun die centripetalen Nerven, die in erster Linie hieran teilnehmen?

Die centripetalen Muskelnerven. Dass die Muskeln auch centripetale Nerven besitzen, ist anatomisch von Reichert, Kölliker, Odenius u. a. nachgewiesen. Dass sie auch fähig sind, bewusste Empfindungen zu vermitteln, geht aus der nach starker Arbeit auftretenden, ganz bestimmt in den Muskeln lokalisierten Ermüdungsempfindung, sowie aus den Schmerzen bei Muskelkrämpfen unzweideutig hervor. Die sensiblen Muskelnerven lösen ferner ganz regelmässige Reflexe aus; unter diesen sind die Gefässerweiterung sowie Reflexe auf Skelettmuskeln die wichtigsten (Tengvall). Es kann also nicht von vornherein verneint werden, dass diese Nerven bei den Bewegungsempfindungen eine hervorragende Rolle spielen könnten, was man auch, wie schon bemerkt, vielfach angenommen hat.

Schon die, namentlich seit Duchenne eingebürgerte Thatsache, dass auch zu der einfachsten Bewegung sich mehrere Muskeln in ihrer Aktion vereinigen, spricht indes gegen eine entscheidende Rolle der sensiblen Muskelnerven bei den Bewegungsempfindungen, denn wir müssten dann, wie Goldscheider bemerkt, durch das Gefühl jeden Muskel von jedem anderen mit so grosser Schärfe unterscheiden können, dass wir nicht bloss jeden einzelnen für sich als solchen erkennen würden, sondern sie auch in ihren verschiedenen Kombinationen, und zwar mit der jedem zukommenden Kontraktionsstärke, herauserkennen können.

Bei gewissen Muskeln haben aber die centripetalen Nerven, wie es scheint, eine grössere Bedeutung für die Bewegungsempfindung. Das sind solche Muskeln, welche nicht zu den Gelenken gehören, wie die Muskeln des Auges und der Zunge, von welchen übrigens gilt, dass sie lange nicht so zahlreich sind als die bei den Bewegungen eines Gliedabschnittes beteiligten. Wie später (Kap. XXI) näher auszuführen ist, haben wir ein sehr feines Gefühl für jede geringste Kontraktion eines Augenmuskels. Dieses Gefühl kann nur durch die centripetalen Nerven der betreffenden Muskeln oder deren Sehnen entstehen.

Ebenso scheint der M. thyreo-arythenoideus, durch dessen fein abgestufte Kontraktionen die im Larynx angegebene Tonhöhe bestimmt wird, ein durch die centripetalen Muskelnerven bedingtes, sehr feines Muskelgefühl zu besitzen; ein Bewegungsgefühl ist aber damit nicht verbunden.

Auf der anderen Seite hat die Zunge kein deutliches Bewegungsgefühl und ein sehr stumpfes Lagegefühl (Goldscheider); auch das Unterscheidungsvermögen für Gewichte ist bei der Zunge ein sehr unsicheres und schwankendes, ja es fehlt sogar die Empfindung des Momentes, wann die Bewegung eintritt (Jacobj).

Im weichen Gaumen haben wir weder Bewegungs- noch Lagegefühl.

Bei der Wahrnehmung passiver Bewegungen spielen, wie besonders Goldscheider ausgeführt hat, die centripetalen Nerven der Gelenke die wesentlichste Rolle. Für die Grösse der Bewegungsempfindung ist der vom Angriffspunkt der bewegenden Kraft zurückgelegte Weg ganz irrelevant, massgebend wirkt nur die Grösse der im Gelenk stattfindenden Drehung. Auch die Druck- und Spannungsempfindungen in den Weichteilen der bewegten Glieder bewirken die Bewegungsempfindung nicht, sondern stören dieselbe sogar. Da die Ausgangsstellung des Gelenkes ohne Einfluss auf den Schwellenwert der Empfindung ist, scheint die Mitwirkung der Muskelsensibilität hier ausgeschlossen werden zu können.

Von wesentlicher Bedeutung ist die Geschwindigkeit der Drehung. Die Geschwindigkeitsschwelle (Drehung im Winkelgrade pro Sekunde) variiert bei verschiedenen Gelenken etwa zwischen $0^{0}.25$ und $1^{0}.4$.

Als Belege für die Bedeutung der Gelenkempfindungen sei auf folgende Beobachtung von Lewinski aufmerksam gemacht. Lewinski machte bei Ataktischen (vgl. II, S. 101) ganz langsam und mit geringen Exkursionen Bewegungen im Fuss-, Knie- und Hüftgelenk, indem er dabei bald die Gelenkenden aneinander drückte und bald dies nicht that. Im ersteren Falle erkannten die Kranken immer genau die Bewegung, während sie im zweiten Falle bei einzelnen Gelenken gar keine Vorstellung von der Bewegung hatten.

Die Wahrnehmung aktiver Bewegungen geht natürlich auch von der Drehung in den Gelenken aus; hierzu kommen aber noch als mitbestimmende Faktoren das mit der Spannung der Sehnen und der Sehnenansätze verknüpfte Gefühl, sowie möglicherweise die von den sensiblen Muskelnerven ausgelösten Empfindungen. Diese Empfindungen betreffen nicht bloss die Sehnen u. s. w. der bewegenden Muskeln, sondern auch diejenigen der Antagonisten, welche sich ja, besonders bei langsamen Bewegungen, gleichzeitig kontrahieren. Bei passiver Bewegung folgen die Sehnen einfach dem Zuge; die einen werden entspannt, die anderen stehen nur unter dem tonischen Widerstand ihrer eigenen Muskeln.

Bei aktiven Bewegungen haben wir noch, besonders wenn das zu bewegende Glied belastet ist, die Vorstellung der Schwere und des Widerstandes. Bei dem Zustandekommen dieser Vorstellung haben wir wieder in erster Linie an die Gelenk- und Sehnennerven zu denken — der Druck der Gelenkflächen wie die Spannung der Sehnen wird sich natürlich verschieden gestalten je nach dem Widerstand, bezw. ob das zu tragende Gewicht grösser oder kleiner ist.

Jacobi hat die Aufmerksamkeit auf noch einen Umstand gelenkt, dem er für die Unterscheidung der Grösse gehobener Gewichte eine grosse Bedeutung zuschreibt, nämlich

die Vergleichung der Grösse der angewendeten Innervationskraft mit der Latenzdauer der Bewegung, d. h. der Zeit, welche zwischen der gewollten Bewegung und dem wirklichen Eintritt derselben verstreicht. Die Latenzdauer der Bewegung ist nach ihm von der Grösse der zur Anwendung gebrachten Innervationskraft abhängig, bei gleicher Innervationskraft aber proportional der Grösse des gehobenen Gewichtes, so dass einer bestimmten Latenzdauer bei einem gegebenen Gewicht auch eine bestimmte Innervationskraft entspricht.

Die sensiblen Nerven der Haut scheinen bei den Bewegungsempfindungen, welcher Art sie auch sein mögen, im allgemeinen nur eine untergeordnete Bedeutung zu haben, obgleich wir nicht leugnen können, dass ja die bei der verschiedenen Lage der Extremitäten z. B. auftretenden verschiedenen Hautfalten hierbei einen gewissen Einfluss auszuüben vermögen. Dass die Empfindung der Schwere wesentlich auf Druckempfindungen der Haut beruhe, wird dadurch widerlegt, dass bei Ausschaltung der Hautempfindlichkeit die Schwereempfindung unverändert bleibt.

Bei der Empfindung von Widerstand gegen eine Bewegung scheint indes die Hautsensation zur quantitativen Verfeinerung, sowie zur Lokalisation der Widerstandsempfindung und damit zur deutlicheren Gestaltung des Gesamteindruckes nicht unwesentlich beizutragen (Goldscheider und Blecher).

Bei den Gesichtsmuskeln und dem Levator palpebrae sup. entstehen mit der Kontraktion deutliche Hautempfindungen, welche uns über die Verschiebungen der Weichteile belehren (Goldscheider).

Die Lageempfindungen der Extremitäten entstehen aus Haut-, Sehnen- und vielleicht auch Gelenksempfindungen. Durch Verbindung namentlich mit optischen Erinnerungsbildern erzeugen sie die Lagevorstellungen. Die Muskelsensibilität scheint zur Lagewahrnehmung der Extremitäten wenig beizutragen, spielt aber bei den Augenmuskeln eine wesentliche Rolle.

Die obige Darstellung muss wesentlich als ein den jetzt vorliegenden Erfahrungen entsprechendes Schema aufgefasst werden, dessen Details hier nicht weiter ausgeführt werden können.

Angesichts der komplicierten Natur der Bewegungs- u. s. w. Empfindungen oder richtiger Vorstellungen ist es sehr natürlich, dass unter Umständen vielfache Täuschungen auftreten müssen. So finden wir z. B., dass von verschieden grossen, aber gleich schweren Gegenständen die grösseren als weniger schwer wie die kleineren aufgefasst werden, was wahrscheinlich darauf zurückgeführt werden kann, dass der grosse Gegenstand eine zu starke Hebeanstrengung veranlasst (Flournoy). — Eine kleine, sehr dünne hohle Kugel erscheint, wenn sie zwischen zwei Fingern abgetastet wird, bei abgewendeten Augen viel kleiner, als sie in der That ist, was von ihrer geringen Schwere erklärt wird. — Wenn man mit geschlossenen Augen intendiert, die beiden Hände eine gleich lange Strecke — gleichgültig in welcher Richtung — zu bewegen, so ist dies nur möglich, wenn die beiden Hände von einer mittleren Lage ausgehen. Je mehr die thätigen Muskeln zu Beginn der Bewegung schon verkürzt sind, um so kleiner fällt, bei dem Willen, Bewegungen von gleichem Umfang auszuführen, die wirklich ausgeführte Bewegung aus; sie ist aber um so grösser, je mehr die Muskeln zu Beginn der Bewegung verlängert waren. Hierbei spielt die Spannung der Muskeln keine Rolle (Loeb). — Wenn man einen mit irgend einem Gegenstande belasteten Faden in der Hand hält und dieselbe nun eine langsame

Abwärtsbewegung machen lässt, bis der Gegenstand auf einer Unterlage zum Aufsitzen kommt, so hat man in diesem Augenblick das deutliche Gefühl eines Widerstandes, welches der Raumlage des schweren Gegenstandes entsprechend nach aussen lokalisiert wird. Hat letzterer eine genügende Schwere, so entsteht der Eindruck, als ob man mit einem festen Stabe unten aufstosse. Die Erscheinung erklärt sich dadurch, dass die den Gegenstand haltenden Finger durch Muskelspannung äquilibriert werden, welche letztere bei der Entlastung noch fortdauert. Infolgedessen treffen die in Fortbewegung begriffenen Finger im Moment der Entlastung auf einen Widerstand von der Grösse der Muskelspannung, d. h. des bis dahin wirkenden Gewichtes (Goldscheider). — Wenn man wiederholt ein schweres Gewicht hebt und dann zu einem leichteren Gewicht übergeht, so erscheint letzteres auffallend leicht (Fechner). Offenbar beruht dies darauf, dass die Impulse zum Heben des schweren Gewichtes so eingeübt waren, dass sie zunächst auch beim Heben des leichten von selbst eintraten (G. E. Müller).

§ 2. Die physiologische Bedeutung der Tast- und Bewegungsempfindungen.

Bei der Darstellung der Empfindungen von Druck und Berührung konnte ich ihre physiologische und psychologische Bedeutung nicht näher besprechen, weil die Ausbildung der sich an dieselben knüpfenden Vorstellungen in sehr naher Beziehung zu den Bewegungsempfindungen steht. Ich werde diese daher hier im Zusammenhang darstellen und folge dabei wesentlich den Ausführungen von Helmholtz.

Wir nehmen an, dass ein Mensch ohne alle Erfahrung sei und auch die Wirkungen seiner Innervationen nicht weiter kenne, als insofern er gelernt habe, wie er durch Nachlass einer ersten Innervation oder durch Ausführung eines zweiten Gegenimpulses sich in den Zustand wieder zurückversetzen könne, aus dem er durch den ersten Impuls sich entfernt hat. Da dieses gegenseitige Sichaufheben verschiedener Innervationen ganz unabhängig ist von dem, was dabei wahrgenommen wird, so kann der Beobachter finden, wie er das zu machen hat, ohne vorher irgend welches Verständnis von der Aussenwelt erlangt zu haben.

Ein solcher Beobachter befinde sich zunächst einmal einer Umgebung von ruhenden Objekten gegenüber. Dies wird sich ihm erstens dadurch zu erkennen geben, dass, so lange er keinen motorischen Impuls giebt, seine Empfindungen unverändert bleiben. Giebt er einen solchen (bewegt er z. B. die Augen oder die Hände, oder schreitet er fort), so ändern sich die Empfindungen; und kehrt er dann durch Nachlass oder den zugehörigen Gegenimpuls in den früheren Zustand zurück, so werden sämtliche Empfindungen wieder die früheren.

Zu einer gewissen Zeit ist also unser Beobachter an einen gewissen Kreis von Objekten gebunden, aus dem er aber jedes einzelne in jedem ihm beliebigen Augenblick durch Ausführung der betreffenden Bewegung herauswählen kann. Dadurch erscheint ihm jedes einzelne aus dieser Gruppe der Objekte als bestehend in jedem Augenblick dieser Zeitperiode. So wird also die Vorstellung von einem dauernden Bestehen von Verschiedenem gleichzeitig nebeneinander gewonnen werden können. Das „Nebeneinander“

ist aber eine Raumbezeichnung, die durch die Association der Bewegungs- mit anderen Empfindungen herausgebildet werden kann.

Zu anderen Zeiten ist der Kreis der Objekte für dieselbe Gruppe von Willensimpulsen ein anderer geworden. Es scheiden sich also diejenigen Veränderungen, die wir durch bewusste Willensimpulse hervorbringen und rückgängig machen können, von solchen, die nicht Folge von Willensimpulsen sind und durch solche nicht beseitigt werden können.

Durch das Entlangführen des tastenden Fingers an den Objekten lernen wir die Reihenfolge kennen, in der sich ihre Eindrücke darbieten; diese Reihenfolge erweist sich unabhängig davon, ob man mit diesem oder jenem Finger tastet; sie ist ferner keine einläufig bestimmte Reihe, deren Elemente man immer wieder vor- oder rückwärts in derselben Ordnung durchlaufen müsste, um von einem zum anderen zu kommen, also keine linienförmige Reihe, sondern ein flächenhaftes Nebeneinander. Der tastende Finger kann noch mittelst anderer motorischer Impulse, als die sind, die ihn längs der tastbaren Fläche verschieben, von einem zum anderen Punkt derselben kommen, und verschiedene tastbare Flächen verlangen verschiedene Bewegungen, um an ihnen zu gleiten. Dadurch ist für den Raum, in dem sich der Tastende bewegt, eine höhere Mannigfaltigkeit verlangt als für die tastbare Fläche, es wird die dritte Dimension hinzutreten müssen.

So wäre die Kenntnis von der Raumanordnung des nebeneinander Bestehenden zu gewinnen. Grössenvergleichungen würden durch Beobachtungen von Kongruenz der tastenden Hand mit Teilen oder Punkten von Körperoberflächen dazukommen und das Lokalisationsvermögen der Haut durch tastende Bewegungen immer feiner ausgebildet werden.

Kurz, sowohl unsere Raumvorstellungen als auch unsere Vorstellungen von Druck, Berührung u. s. w. werden durch das Zusammenwirken der Bewegungs- und Tastempfindungen ausgebildet. Sogar bei den einfachsten Tastvorstellungen treten die durch den Druck-, Temperatur-, Gelenk-, Muskel- u. s. w. Nerven vermittelten Empfindungen zusammen, deren gegenseitiger Anteil an der betreffenden Vorstellung nur nach einer eingehenden Analyse festgestellt werden kann.

Neben dieser psycho-physischen Bedeutung der Druck- und der Bewegungsempfindungen haben diese auch eine sehr wesentliche, rein physiologische Aufgabe.

Die Bewegungsempfindungen, in des Wortes weitester Bedeutung, sind für die Regulierung aller unserer Körperbewegungen von der allergrössten Wichtigkeit. Wenn sie für irgend einen Körperteil wegfallen oder an Intensität und Feinheit abnehmen, so treten bedeutende Störungen in der Koordination der Bewegungen des betreffenden Körperteils auf. Es entstehen hierdurch vor allem diejenigen krankhaften Symptome, welche als Ataxie bezeichnet oder kurz als eine

Störung in dem harmonischen und zweckmässigen Zusammenwirken der Muskulatur definiert wird.

Eine der am häufigsten vorkommenden Formen der durch eine Läsion centripetaler Leitungsbahnen entstehenden Ataxie ist der bei der Tabes dorsalis vorkommende ataktische Gang, welcher sich dadurch kennzeichnet, dass das nach vorn schwingende Bein sich nicht in ruhiger, leicht gekrümmter Haltung am stehenden vorbei bewegt, sondern in gestreckter, ja auch hyperextendierter Lage heftig nach vorn geschleudert und stampfend mit der Ferse auf den Boden aufgesetzt wird. Der Gang ist zugleich breitbeinig, der Oberkörper wird in starke Schwankungen versetzt, und der Körper gerät leicht in Gefahr, das Gleichgewicht zu verlieren.

Da die Koordination der Muskeln nicht bloss zur Bewegung der Glieder, sondern auch zur Haltung derselben erforderlich ist, so macht sich die Ataxie unter Umständen auch beim Stehen geltend. Daher haben die Ataktischen die Neigung, die Beine breit zu stellen, um die Unterstützungsfläche zu vergrössern. Lässt man die Füsse schliessen, so tritt ein Schwanken des Körpers, bezw. Hinfallen ein, besonders wenn man die Augen schliessen lässt und damit die Kontrolle des Gesichtssinnes ausschliesst. (Nach Leyden und Goldscheider).

Andere Beispiele der Bewegungsstörungen beim Ausfall der centripetalen Erregungen sind folgende. Zwei Patienten, welche die Erscheinungen der Lähmung der Bewegungsempfindungen darboten, konnten mit der Hand ergriffene Gegenstände nur festhalten, so lange sie die Augen darauf gerichtet hielten: bei Abwendung des Blickes liessen sie dieselben fallen (Bell, Mandsley). — Ein Kranker kannte, infolge von Anästhesie, weder bei aktiver noch passiver Bewegung die Lage seiner Glieder, falls er nicht hinsah. Derselbe konnte ein schweres Objekt, wenn er es sah, leicht aufheben; dagegen fiel die Muskelkontraktion zu energisch, bezw. zu wenig energisch aus, wenn er am Sehen gehindert wurde. In letzterem Falle konnte er auch das Gewicht nicht annähernd abschätzen, vielmehr schien ihm alles ohne Gewicht zu sein (Landry). — Ein Kranker, welcher ausser dem Gesichtssinn alle kontrollierende Sensibilität für seine Bewegungen verloren hatte, war bei Ausschluss des Gesichtssinnes unter gewöhnlichen Umständen unfähig, isolierte Bewegungen eines bestimmten Fingers auszuführen; in der Regel hatten sich von Anfang an Bewegungen anderer Finger in planloser Weise beigemischt. Der Kranke selbst glaubte dabei stets, den verlangten Finger allein zu bewegen (Strümpell).

Die zuletzt citierten Beispiele deuten an, dass die Bedeutung der centripetalen Nerven für die Bewegungen noch umfassender ist, als wir sie bis jetzt dargestellt haben, und Versuche an Tieren bestätigen diese Schlussfolgerung in der schönsten Weise.

Nach Durchschneidung der centripetalen Wurzeln, welche eine hintere Extremität versorgen, wird beim Hund nach vollständiger Erholung zwar die betreffende Extremität beim Gehen ataktisch mitbenutzt, die Bewegungsstörung ist aber so hochgradig, dass der Hund nicht im Stande ist, auf drei Beinen zu laufen, wenn man ihm das gesunde Hinterbein hochbindet. Er kann sich noch erheben und benutzt das meist nach rückwärts extendierte Bein als Stütze, während er mit den vorderen vorwärts strebt; macht er aber mit den Hinterbeinen einen Schritt, so schwankt er zur Seite und fällt hin (Hering jun.).

Bickel hat über denselben Gegenstand ausführliche Beobachtungen gemacht und dabei unter anderem folgendes gefunden. Ein Hund, an welchem die sensiblen Wurzeln für ein Hinterbein durchschnitten waren, benutzte das gefühllose Bein fast niemals ganz regelmässig beim Laufen. Es ereignete sich immer wieder, dass er es, nachdem er einige Schritte gethan hatte, einen oder zwei Schritte nachschleifen liess, dass er es dann wieder für kürzere oder längere Zeit gebrauchte, um es dann vielleicht abermals für Augenblicke in Unthätigkeit verharren zu lassen. Dies wechselte unregelmässig, und es schien mitunter so, als ob der Hund die Benutzung dieser gefühllosen Extremität zeitweise einfach

vergessen hätte. Die normale Beweglichkeit des gefühllosen Beines war jedoch dabei vollkommen erhalten.

Hunde, welchen die sensiblen Wurzeln für die beiden Hinterbeine durchtrennt wurden, sind nach der Operation unfähig zu gehen und schleifen die Extremitäten wie überhaupt das ganze Abdomen bei der Lokomotion mit den Vorderbeinen nach; sie müssen daher das Gehen erst allmählich erlernen. Zuerst werden die über den Boden hinrutschenden Beine abwechselnd gestreckt und gebeugt, ohne jedoch zur Fortbewegung eigentlich benutzt zu werden; die Dorsalseite der Zehen ist dabei nach unten gekehrt. Das zweite Stadium ist dadurch charakterisiert, dass die Hinterbeine wieder zeitweilig als wirkliche Stütze des Körpers verwandt werden und dass das Tier dieselben bei seiner Lokomotion in tiefer Kniebeuge zu richtigen Gehbewegungen verwendet. Der Gang erhält so ein kriechendes Aussehen, da die Unterschenkel gewöhnlich fast ihrer ganzen Länge nach mit dem Fuss auf den Boden aufgesetzt werden. Allmählich strecken sich die Hinterbeine immer mehr und mehr, und nach etwa 3—4 Wochen sind dann bei gelungenen Versuchen nur noch verhältnismässig wenige Abnormitäten vorhanden. Bei raschen Wendungen im Laufe, auch wenn dieselben auf der Stelle und aus der Ruhelage ausgeführt werden, erleidet der Hinterkörper Gleichgewichtsschwankungen. Es treten ganz abnorme Bewegungen des Hinterkörpers und der Hinterbeine auf, welche zum Teil als Schleuderbewegungen aufzufassen sind, die der Vorderkörper veranlasst und denen der Hinterkörper nicht, wie beim normalen Tier, Widerstand leistet; teilweise handelt es sich auch um ein vorübergehendes Ausbleiben derjenigen Bewegungen, die den Hinterkörper tragen helfen, so dass er dann vermöge seiner Schwere zu Boden sinkt. Der Hund vermochte sich selbst längere Zeit auf den Hinterbeinen zu halten und darauf herumzutanzen, ohne dass er das Gleichgewicht verlor und hinfiel. Wenn er ruhig dasteht, so findet man häufig das Fussgelenk des einen oder anderen Hinterbeines umgeschlagen, so dass die Dorsalseite der Zehen den Boden berührt, während die Plantarfläche nach oben schaut. In der Bewegung wird jedoch der Fuss fast stets richtig aufgesetzt. Die Treppe läuft der Hund wie ein normales Tier hinauf und wieder herunter. Einen Zaun von 25—30 cm Höhe überspringt er, ohne mit den Hinterbeinen anzustossen u. s. w.

Es tritt also eine sehr vollständige Kompensation der durch die Operation hervorgerufenen Störungen ein. Dies dürfte, wie auch J. R. Ewald bemerkt, in der Weise zu stande kommen, dass neue vom Tiere bisher nicht gebrauchte Hilfsmittel zur Regulation der Bewegungen herangezogen werden. Für diese Deutung spricht vor allem der Umstand, dass die im grossen und ganzen so wenig gestörten Bewegungen des Tieres sogleich in hohem Grade abnorm werden, wenn die Kontrolle des Gesichtssinnes ausgeschlossen wird, wovon sich Bickel überzeugt hat, wenn er in einem tiefdunklen Raume das am Hinterkörper mit selbstleuchtender Farbe bestrichene Tier beobachtete. Die Bewegungsstörungen, welche sich zum Teil nach der Operation ausgeglichen hatten, traten nun wieder deutlicher hervor; der Gang erinnerte in seiner Ungeschicklichkeit an denjenigen, welchen das Tier in den ersten Wochen nach der Operation aufwies. Ganz richtig konnte sich der Hund im Dunkelzimmer nicht bewegen, auch war er nicht dazu zu bringen, sich auf seine Hinterbeine aufzurichten, was er im hellen Raume ja noch in der schönsten Weise fertig brachte.

An Affen fanden Sherrington und Mott, dass nach Durchschneidung der centripetalen Wurzeln einer Extremität diese in ihrer Bewegungsfähigkeit ausserordentlich eingeschränkt wurde. Sie wird nicht mehr zum Laufen, Klettern oder Greifen benutzt; die Willenskraft, mit der Hand zu greifen, ist absolut vernichtet worden.

Es haben also die von der Peripherie zu den nervösen Centralorganen durch die centripetalen Leitungsbahnen übertragenen Nachrichten nicht allein für die Koordination der Bewegungen, sondern für die Bewegungen selbst eine sehr grosse Bedeutung, was wohl in erster Linie davon abhängt, dass

das Individuum erst durch diese Nachrichten Kenntnis davon erhält, inwiefern die intendierte Bewegung wirklich ausgeführt wurde oder nicht. In dieser Hinsicht spielen wohl die Nerven der betreffenden Organe selber eine Hauptrolle; sie können aber durch andere Nerven, wie den Sehnerven, in einem mehr oder weniger erheblichen Grade ersetzt werden. Wenn auch diese Kompensation ausfällt, wird die Bewegungsstörung noch grösser, und es lässt sich wenigstens denken, dass bei völliger Aufhebung aller centripetalen Erregungen jede motorische Leistung unmöglich wäre.

§ 3. Das innere Ohr (die Bogengänge und die Otolithensäckchen).

Die als Bewegungsempfindungen zusammengefassten Vorgänge, so undeutlich sie auch an und für sich erscheinen, sind jedoch, wie wir gesehen haben, einer quantitativen Untersuchung fähig; sie dringen also in der That zum Bewusstsein und müssen daher als zu einem besonderen Sinne — dem Bewegungssinn (Muskelsinn, Kraftsinn) — gehörig aufgefasst werden.

Das physiologische Experiment sowie die klinische Erfahrung hat, wie es scheint, mit aller Bestimmtheit nachgewiesen, dass die centripetalen Nerven der Bogengänge und der Otolithensäckchen im inneren Ohr den nervösen Centren Erregungen zuführen, welche für die Vorstellung von der Lage und den Lageveränderungen des Kopfes, sowie auch in anderen Beziehungen eine sehr hervorragende Bedeutung haben.

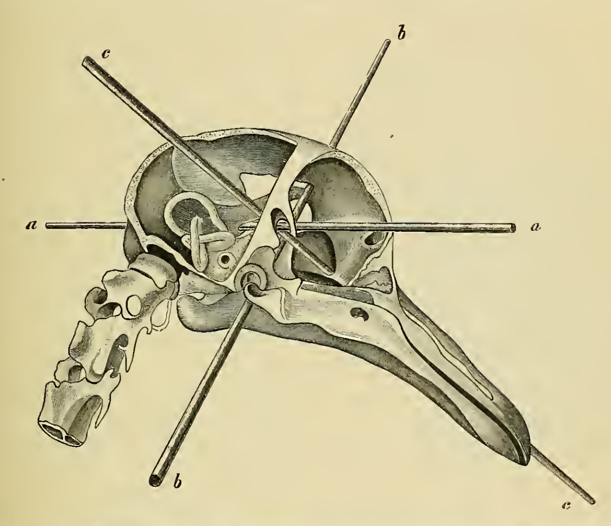
Wir werden diese Erscheinungen hier untersuchen, ohne uns vorläufig darauf einzulassen, inwiefern die betreffenden Erregungen an und für sich bewusste Empfindungen veranlassen.

a. Anatomisches.

Ich habe nicht die Absicht, das innere Ohr hier näher zu beschreiben, sondern verweise in dieser Hinsicht auf die anatomischen Lehrbücher; ich will nur einige für den gegenwärtigen Zweck wichtige Strukturverhältnisse hier kurz erwähnen. Das innere Ohr kann in zwei Abteilungen: die Schnecke einerseits, die Bogengänge mit dem Utriculus und Sacculus andererseits getrennt werden. Diese beiden Abteilungen haben in der That, wie es immer deutlicher nachgewiesen worden ist, eine ganz verschiedene Aufgabe.

Die Schnecke stellt ohne jeden Zweifel das Endorgan derjenigen Nervenfasern dar, durch deren Reizung die Gehör- und speziell die Tonempfindungen ausgelöst werden; dafür spricht ausser einer grossen Anzahl anderer Umstände besonders derjenige, dass die Schnecke bei den Wirbeltieren nicht vom Anfang an vorhanden ist. Bei den Fischen wird die Schnecke nur von einem ganz kleinen, knopfförmigen Anhang zum Sacculus, der sogen. Lagena vertreten. Bei den Amphibien und namentlich den Anuren erreicht die Schnecke eine etwas höhere Entwicklung, und bei den Reptilien können wir eine regelmässige Fortentwicklung der Schnecke von den Cheloniern und Ophidiern bis zu den Sauriern und Crocodiliern konstatieren. Erst bei den letzteren und den Vögeln erfährt die Schnecke eine Krümmung und eine schwache Spiraldrehung, um bei den Säugern ihre höchste Entwicklung zu erreichen, indem sie zu einem langen Rohr auswächst, das sich in $1^1/_2$—4 und mehr Spiraltouren dreht.

Man stellte sich lange vor, dass die Bogengänge und die kleinen Säckchen für die Auffassung des Geräusches, d. h. eines nicht in regelmässig periodischen Schwingungen tönenden Schalles, in Anspruch genommen würden, während die Töne die nervösen Endapparate der Schnecke erregen sollten. Irgend welcher Beweis für diese Verteilung der akustischen Reize auf zwei verschiedenartige Endapparate wurde jedoch nicht gegeben. Dagegen wurde durch vielfache Versuche nachgewiesen, dass die Bogengänge und die Säckchen in Bezug auf unsere Lageempfindungen u. s. w. eine sehr grosse Rolle spielen. Auf Grund dieser Thatsache ist es nicht unmöglich, dass die betreffenden Teile des inneren

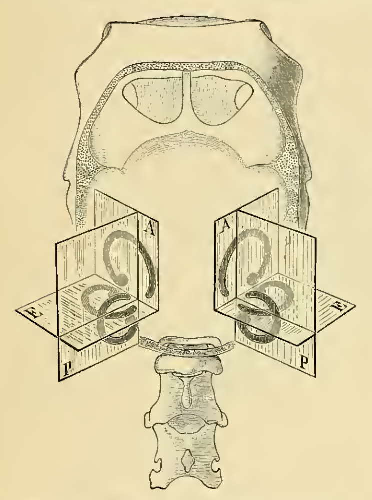


Figur 49. Die Bogengänge in ihrer Lage im Schädel frei präpariert. Nach J. R. Ewald. Die Stäbe *a*, *b* und *c* liegen in der Augen-, Scheitel- und Schnabelaxe.

Ohres gar nicht bei der Reizung durch den Schall beteiligt sind, und die Beobachtungen Kreidl's an Fischen, bei welchen wie schon bemerkt das „Gehörorgan" nur eine äusserst rudimentäre Schnecke besitzt, haben ergeben, dass diese Tiere überhaupt kein Gehör haben, d. h. dass die Schallwellen, welche ihr Ohr treffen, keine Empfindungen auslösen.

Die angebliche Reaktion der Fische auf Gehörsreizung wird durch die Einwirkung der Schallwellen auf die Haut hervorgerufen. Dem entsprechend behauptete Flourens schon viel früher, dass das Gehör verschwindet, wenn man an einer Taube die Schnecke unter Zurücklassung der Bogengänge und der Säckchen exstirpiert, während auf der anderen Seite das Gehör ohne nennenswerte Einschränkung zurückbleibt, wenn letztere allein weggenommen werden.

Die Bogengänge sind in einer sehr merkwürdigen Weise in den drei Dimensionen des Raumes angeordnet. Da sich die hierhergehörigen physiologischen Untersuchungen hauptsächlich auf die Taube beziehen, will ich, im Anschluss an J. R. Ewald, die Bogengänge gerade bei diesem Tiere beschreiben. Man unterscheidet jederseits einen Canalis externus, einen Canalis anterior und einen Canalis posterior (vgl. Fig. 49 und 50). Die beiden äusseren Kanäle liegen fast genau in derselben Ebene und ziemlich genau horizontal, wenn wir von der normalen Haltung des Kopfes mit dem Schnabel etwas nach unten gerichtet ausgehen (vgl. Fig. 49). Die Ebene eines Canal. post. und des Canal. ant. der anderen Seite sind ihrerseits fast genau parallel, liegen aber nicht in derselben Ebene, sondern ihre beiden Ebenen haben einen Abstand von etwa 7 mm (vgl. Fig. 51) und bilden mit der Medianebene einen Winkel von etwa 45°. Da nun dieses sowohl für den rechten Canalis ant. und den linken Canalis post., als für den linken Canalis ant. und den rechten Canalis post. zutrifft, so folgt, dass die sechs Bogengänge zusammen drei Ebenen bestimmen, eine horizontale und zwei senkrecht gegen diese und untereinander stehende vertikale bilden, dass sie also dem dreidimensionalen Raum entsprechend angeordnet sind.



Figur 50. Schema der Bogengänge. Nach J. R. Ewald. Man sieht von hinten in den geöffneten Schädel hinein. In der Ebene *A* liegt der Canal. ant., in der Ebene *E* der Can. extern., in der Ebene *P* der Can. post.

Diese Beschreibung bezieht sich eigentlich auf das Mittelstück der betreffenden Kanäle, denn jeder Kanal liegt nicht in seinem Gesamtverlauf in einer und derselben Ebene, sondern zeigt besonders an seinen beiden Enden Abweichungen davon.

An seinem einen Ende trägt jeder Kanal eine Erweiterung, die Ampulle, welche an ihrer Crista acustica die Nervenendigungen des Kanals enthält. Die beiden Ampullen, welche demselben Kanalpaar angehören, sind so gestellt, dass ein Partikelchen, welches sich in den beiden Kanälen in derselben Richtung bewegt, in der einen nach, in der anderen von der Ampulle bewegt wird.

Auch in den Säckchen, Utriculus und Sacculus sind Nervenendigungen und zwar an den Maculae acusticae enthalten.

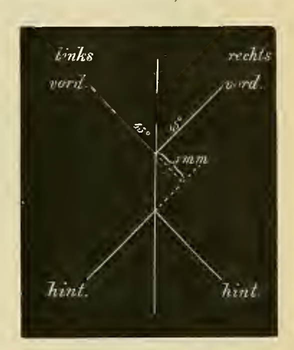
Diese Nervenendapparate stellen Zellen dar, welche haarähnliche Ausläufer, die sogen. Hörhaare tragen und mit den letzten Verzweigungen des VIII. Gehirnnerven in Verbindung stehen. In den Ampullen stehen die Hörhaare frei in der Binnenlymphe; auf den Hörhaaren der Maculae acusticae in den kleinen Säckchen ruht ein kleiner fester Körper, der sogen. Otolith. Alle Wirbeltiere, von den Teleostiern an, haben mit Ausnahme der Säugetiere drei Otolithenapparate auf jeder Seite (Macul. utriculi, sacculi und lagenae); die Säugetiere haben nur zwei, indem bei ihnen die Lagena fehlt, auf deren Kosten sich die Gehörschnecke weiter entwickelt hat.

Diese drei bezw. zwei Otolithenapparate stehen in ebenso konstanten räumlichen Verhältnissen zu einander wie die drei Bogengänge und zwar liegt die Macula utriculi in der Ebene des äusseren Kanals, die Macula sacculi in jener des vorderen, die Axe der Lagena, wo eine solche zu bestimmen ist, in der Ebene des hinteren Kanals. Breuer hebt noch hervor, dass bei manchen der betreffenden Apparate die anatomischen Anordnungen solcherart sind, dass der Otolith nur in einer bestimmten Richtung

gleiten kann. Für den Utriculus sei die Gleitrichtung bei den Vögeln sicher, bei den Säugetieren wahrscheinlich von medial vorn nach lateral hinten, horizontal. Die Gleitrichtung des Sacculus sei bei den Vögeln höchst wahrscheinlich von vorn lateral nach hinten medial, bei den Säugetieren bei normaler Kopfhaltung höchst wahrscheinlich von hinten oben nach vorn unten. Die Lagena zeige bei den Vögeln eine Gleitrichtung schräg von oben nach abwärts. Bei den Säugetieren fehlt sie, und hier ist eben die Gleitrichtung des Sacculus an ihre Stelle getreten, indem nun diese von oben nach abwärts verläuft.

b. Die experimentelle Ausschaltung der Bogengänge.

Im Jahre 1828 veröffentlichte Flourens eine Mitteilung über die Erscheinungen, welche nach Zerstörung der Bogengänge bei der Taube eintreten. Nach Durchschneidung eines Bogenganges bei der Taube beobachtete er eigentümliche pendelartige Bewegungen des Kopfes in der Ebene des durchschnittenen Bogenganges. Fand also die Durchschneidung eines horizontalen Kanals statt, so wurde der Kopf in der horizontalen Ebene unaufhörlich hin- und hergedreht u. s. w. Diese Bewegungen hörten nach einiger Zeit auf; wurde aber der entsprechende Bogengang der anderen Seite durchschnitten, so stellten sich die betreffenden Bewegungeu wieder ein und zwar mit einer noch grösseren Intensität. Sie traten anfallsweise auf, wenn das Tier in irgend einer Weise beunruhigt wurde. Die Tiere konnten nicht mehr fliegen und nur schwierig das Futter selbst zu sich nehmen. Je ausgedehnter die Zerstörung der Bogengänge war, um so intensiver waren auch die davon hervorgerufenen Störungen und die Tiere zeigten noch nach Jahren dieselben.



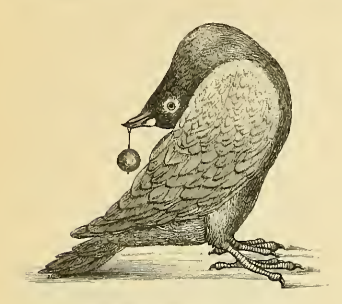
Figur 51. Schema der Bogengänge.

Von einigen Seiten ist zwar betont worden, dass die betreffenden Störungen unabsichtlichen Nebenverletzungen des Gehirns ihr Entstehen verdanken; diese Deutung ist indes durch vielfache, äusserst sorgfältige Versuche, unter welchen die von J. R. Ewald besonders zu erwähnen sind, definitiv widerlegt, und wir haben daher bei der folgenden Darstellung von der Thatsache auszugehen, dass die Zerstörung der Bogengänge von eigentümlichen Störungen, vor allem in den Bewegungen begleitet wird.

Um die Erforschung dieses Gegenstandes erwarb sich Goltz ein grosses Verdienst, als er bemerkte, dass das Resultat der Operation vor allem als eine Störung in dem Vermögen des Tieres, den Körper im Gleichgewicht zu halten, bezeichnet werden kann. Ferner hob er hervor, dass diese Störung, da sie sich mehrere Jahre nach der Operation noch vorfindet, nicht als ein Reizungssymptom, sondern als ein durch die Ausschaltung der Bogengänge bedingtes Ausfallssymptom aufgefasst werden muss. Auf Grund dessen stellte er sich vor, dass die Bogengänge ein peripherisches Sinnesorgan darstellten, welches nebst den Gesichts- und den Be-

wegungsempfindungen die Vorstellung von der Lage des Kopfes und indirekt des ganzen Körpers vermittelt.

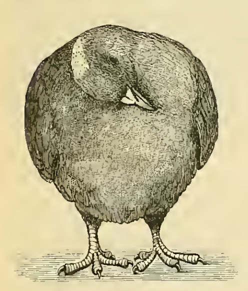
Nach GOLTZ haben sich zahlreiche Forscher mit der Physiologie der Bogengänge u. s. w. eingehend beschäftigt. Eine nähere Darstellung der von den verschiedenen Autoren gewonnenen Erfahrungen kann indes hier nicht gegeben werden. Ich will nur die allerwichtigsten Thatsachen zusammenstellen und stütze mich hierbei wesentlich auf J. R. EWALD, welcher in der letzten Zeit die Erfahrungen seiner Vorgänger eingehend geprüft und vielfach erweitert hat.



Figur 52. Nach J. R. Ewald.

Nach doppelseitiger Entfernung des ganzen häutigen Labyrinths auf beiden Seiten zeigt die Taube einige Monate nach der Operation bei oberflächlicher Betrachtung keine besonders hervortretenden Symptome. Bei einer näheren Untersuchung findet man indes, dass die Muskeln sämtlich eine abnorme Schlaffheit zeigen, dass die Tiere eine gewisse Unlust haben, sich zu bewegen, dass sie nicht fliegen können, sowie dass ihr Vermögen herabgesetzt ist, die Lage ihres Körpers zu erkennen.

Die Muskelschwäche wird unter anderem durch folgenden Versuch demonstriert. Eine kleine Bleikugel von 20 g ist an einem Faden aufgehängt und wird mittelst etwas Modellierwachs an dem Schnabel der labyrinthlosen Taube befestigt. Hängt die Kugel vorn, so zieht sie den Kopf zwar stark nach unten, aber die relativ kräftige Muskulatur der Kopfheber ist doch noch im stande, sie zu heben und nach rechts oder links herum zu schleudern. Scheinbar willenlos, in Wirklichkeit kraftlos, folgt der Kopf den pendelnden Bewegungen der Kugel, bis schliesslich die Schwingungen die Last einmal nach hinten über den Rücken werfen. Dann ist sofort der Kopf durch die Kugel gefesselt, denn die ihn sonst hebenden Muskeln sind zu schwach, um diese für ein normales Tier geringe Belastung zu bewältigen, und so bleibt er dauernd in der Lage, welche in Figur 52 abgebildet ist.



Figur 53. Beginnende Kopfverdrehung einer einseitig labyrinthlosen Taube, etwa 5 Tage nach der rechts ausgeführten Operation. Nach J. R. Ewald.

Folgender Versuch zeigt die Herabsetzung der Lageempfindungen. Bei einer labyrinthlosen Taube wird der Gesichtssinn dadurch ausgeschlossen, dass eine lederne Kappe über den Kopf gezogen wird. Der Kopf sinkt vermöge seiner Schwere nach hinten und das Muskelgefühl giebt davon keine Kunde. Die eigentümliche Stellung kommt ohne Zweifel daher, dass bei gleichzeitiger Ausschliessung des Gesichtssinns und des Labyrinthes das Tier keine richtige Vorstellung von der Lage des Kopfes mehr hat.

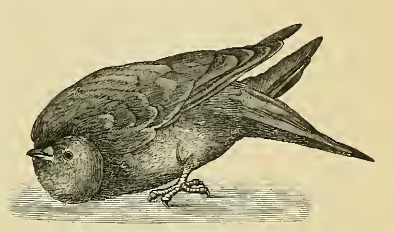
Nach nur einseitiger Herausnahme des Labyrinthes sind die Störungen insofern geringer, als die Tiere noch fliegen und ohne Schwierigkeit das Futter zu sich nehmen können. Das Tier ist aber lange nicht normal, denn es erscheinen bei ihm eigentümliche, zuerst von FLOURENS beschriebene

anfallsweise auftretende Kopfverdrehungen, welche nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation aufhören.

Während der ersten Tage nach der Operation fängt die Taube an, ihren Kopf nach der operierten Seite zu neigen. Diese Kopfverdrehung nimmt während der folgenden Zeit immer mehr zu und kann endlich eine ganze Drehung umfassen (vgl. Fig. 53 und 54).

Diese eigentümliche Stellung tritt auf, wenn das Tier beunruhigt wird oder versucht eine Bewegung auszuführen, welche eine grössere Anstrengung oder Genauigkeit erfordert. Dass diese Anfälle nicht von einem Krampf in den Muskeln der einen Körperhälfte bedingt sind, folgt daraus, dass bei dem Anfall überhaupt kein Krampf vorkommt, sowie daraus, dass einem Anfall vorgebeugt wird, wenn man den Kopf des Tieres nur ganz schwach unterstützt. Die Muskeln des Halses an der einen Seite sind wegen des Ausfalles des einen Labyrinthes geschwächt, und die Drehungsanfälle erklären sich dadurch, dass das Tier, beim Versuch seinen Kopf zu bewegen, nicht mit gleichmässiger Kraft alle die Muskeln zusammenziehen kann, welche den Kopf tragen. Bei Ausschaltung des rechten Labyrinthes werden die Muskeln geschwächt, welche unter normalen Umständen das Hinüberfallen des Kopfes nach rechts verhindern.

Auch bei anderen Muskeln tritt nach Ausschaltung des einen Labyrinthes eine Abnahme der Leistungsfähigkeit auf, und nach Ewald *steht jedes Labyrinth mit sämtlichen willkürlichen Muskeln des Körpers durch Vermittlung des centralen Nervensystems in Verbindung, vorzugsweise aber mit den Muskeln der gekreuzten Körperseite und hier wiederum am engsten mit denjenigen, welche den Kopf und die Wirbelsäule bewegen.* Dementsprechend würden die Muskeln jeder Körperseite gegebenen Falls vorzugsweise von dem jeweils gegenüberliegenden Labyrinthen zur Thätigkeit angeregt. In Übereinstimmung hiermit steht auch die Thatsache, dass jedes der beiden Labyrinthe die Starre der Muskeln, mit denen es enger zusammenhängt, beschleunigt.



Figur 54. Kopfverdrehung der einseitig labyrinthlosen Taube etwa 20 Tage nach der rechts ausgeführten Operation. Nach J. R. Ewald.

Bei verschiedenen Tierarten ruft die Ausschaltung des Labyrinthes etwas verschiedene Störungen hervor. Beim *Kaninchen* stellt sich nach einseitiger Labyrinthexstirpation eine Rollung des ganzen Körpers um dessen Längsaxe nach der operierten Seite ein. Diese Rollung ist davon bedingt, dass die Beine an der nichtoperierten Seite gestreckt werden, und infolgedessen rotiert das Tier nach der entgegengesetzten Seite und kommt endlich auf den Rücken zu liegen. Das Tier strebt aus dieser Lage wieder auf die Beine zu kommen; sobald dies ihm aber geglückt ist, rotiert es wieder herum. Die Beine der operierten Seite sind während der ganzen Zeit ruhend. — Nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation zeigt der *Hund* eine gewisse Unsicherheit beim Gehen. Springt das Tier von einem Tisch herab, so kann es nicht mit den Füssen den fallenden Körper auffangen und fällt daher krachend auf den Boden herab. Infolgedessen wird das Tier allmählich immer mehr abgeneigt, von einer Höhe herabzuspringen. Es lässt sich ferner eine gewisse Schwierigkeit beim Kauen und beim Schlucken konstatieren u. s. w. Alle diese Symptome deuten auf eine Herabsetzung der Muskelstärke und der Fähigkeit, die Muskeln richtig zu innervieren.

Der Umfang der Störungen, welche die Ausschaltung des Labyrinthes bewirkt, gestaltet sich bei verschiedenen Tierarten etwas verschiedenartig, und zwar ist er wesentlich von der Genauigkeit bedingt, mit welcher die Muskelthätigkeit bei verschiedenen Tieren geregelt werden muss, um zum beabsichtigten Ziele zu führen. In dieser Hinsicht bietet die folgende Zusammenstellung von EWALD ein grosses Interesse dar. Sie bezieht sich auf die Störungen, welche am ersten Tage nach der Operation nach doppelseitiger Durchschneidung eines Kanales erscheinen.

Grad der Störung	Flug	Springen	Hüpfen	Gehen	Schwimmen	Stehen
1. Sehr stark	Schwalbe					
2. Stark	Sperling	Rabe				
3. Mittel	Taube Rabe	Sperling	Rabe Sperling			
4. Schwach	Huhn			Rabe Taube Huhn		
5. Verschwindend	Gans			Gans	Gans	Rabe Huhn Sperling Taube Gans

Die durch die doppelseitige Labyrinthexstirpation entstehenden Störungen gehen allmählich wieder zurück, was der Hauptsache nach wohl daher kommt, dass das Tier sich allmählich daran gewöhnt, seine Bewegungen auch ohne Beihilfe der durch die Bogengänge u. s. w. vermittelten centripetalen Erregungen zu regulieren.

Hierbei scheint das Grosshirn eine wesentliche Rolle zu spielen. Bei Tauben, an welchen das Grosshirn exstirpiert wurde, rief die einseitige Labyrinthausschaltung den gewöhnlichen Symptomenkomplex hervor, die Störungen, besonders die Anfälle der Verdrehung, glichen sich aber nicht aus. Am Hund hat J. R. EWALD, nachdem die durch doppelseitige Exstirpation des Labyrinthes auftretenden Symptome möglichst verbessert worden waren, die motorische Zone auf den beiden Körperseiten ganz oberflächlich zerstört. Nach dieser Operation zeigte der Hund Störungen der schwersten Art. Der Hund konnte jetzt nicht mehr springen, laufen noch gehen, auch nicht mehr stehen, ja nicht einmal auf Bauch und Brust liegen. Er lag vielmehr auf der einen oder anderen Körperseite und führte mit den Extremitäten die heftigsten Bewegungen aus, ohne sich aus dieser Lage aufrichten zu können. Dabei wurde indes der Kopf in recht geschickter Weise benutzt. Allmählich verbesserten sich diese Störungen, sie traten aber sogleich und zwar in genau derselben Weise wie unmittelbar nach der Operation wieder ein, wenn man den Hund in ein Zimmer brachte, welches plötzlich verdunkelt wurde. Es zeigte sich also, dass, nach Ausschaltung der durch die Labyrinthe und der durch die sogen. motorische Zone der Grosshirnrinde vermittelten Erregungen, der Hund bei der Regulierung seiner Bewegungen auf die Augen angewiesen worden war. Da nun auf der anderen Seite nach einfacher Zerstörung der Grosshirnrinde auch beim Ausschluss der Gesichtsempfindungen keine solchen Bewegungsstörungen nachzuweisen sind, so folgt, dass nach Ausschaltung des Labyrinthes die Grosshirnrinde es übernimmt, soweit möglich die ausgefallenen centripetalen Erregungen zu ersetzen: wird nun auch die Grosshirnrinde zerstört, kann durch die Augen wiederum eine Kompensation erhalten werden, welche bei Ausschluss der Gesichtsempfindungen verschwindet.

Die Störungen, welche nach der Ausschaltung des Labyrinthes erscheinen, sind also 1. eine Abnahme der Muskelkraft und 2. Störungen in

der Koordination der Bewegungen, welche Störungen allem Anscheine nach von dem Wegfall centripetaler Erregungen abhängig sind.

c. Die künstliche Reizung der Bogengänge.

Um die Bedeutung der Bogengänge näher feststellen zu können, machte Breuer (1874) die ersten Reizungsversuche an denselben. Diese Versuche wurden später von Ewald weiter geführt, und bei der folgenden Darstellung werde ich hauptsächlich seine Erfahrungen benutzen.

Die anatomische Beschaffenheit der Bogengänge macht nach Breuer und Mach in hohem Grade wahrscheinlich, dass die adäquate Reizung der nervösen Endapparate in den Ampullen von Strömungen der Endolymphe ausgelöst wird.

Wenn ein ringförmiges, eine Flüssigkeit enthaltendes Rohr in Rotation versetzt wird, so bleibt die Flüssigkeit wegen ihrer Trägheit anfangs nach, und im Rohr entsteht eine Flüssigkeitsströmung, bis die Flüssigkeit die Zeit gehabt hat, die Geschwindigkeit des Rohres anzunehmen. So oft eine Änderung in der Geschwindigkeit und Richtung der Rotation stattfindet, muss eine derartige Flüssigkeitsströmung auftreten. Dieselben Erscheinungen müssen selbstverständlich auch bei den Bogengängen auftreten, und bei jeder Drehung des Kopfes muss in denselben eine Flüssigkeitströmung vorkommen. Die Kopfdrehung wirkt aber auf die verschiedenen Bogengänge verschieden ein, je nach der Lage der Drehungsaxe im Verhältnis zu den verschiedenen Bogengängen. Eine Drehung um eine vertikale Axe wirkt fast ausschliesslich auf die beiden äusseren Bogengänge. Wird der Kopf nach rechts gedreht, so entsteht rechts ein nach dem Ampullarende gerichteter und links ein von dem Ampullarende gerichteter Strom in diesen Bogengängen. Jeder Drehung des Kopfes entspricht also ein Strom von einer gewissen Richtung und Stärke in den verschiedenen Paaren von Bogengängen. Durch diese Strömungen werden nun die Hörhaare beeinflusst und dadurch die entsprechenden Nervenendigungen erregt.

Diese Konsequenzen lassen sich experimentell prüfen, indem man innerhalb eines bestimmten Kanals eine Flüssigkeitsbewegung in bestimmter Richtung erzeugt. Zu diesem Zwecke eröffnete Ewald einen knöchernen Kanal an zwei Stellen; an der von der Ampulle entfernteren brachte er eine Plombe an, wodurch also die Strömung in dem häutigen Kanal rückwärts unterbrochen wurde. In das zweite Loch setzte er einen kleinen Apparat, durch den er auf den freigelegten häutigen Kanal einen Druck ausüben konnte (Einzelheiten der Versuchsanordnung können hier nicht mitgeteilt werden). Durch diesen Druck wurde natürlich die Endolymphe in Strömung nach der Ampulle gebracht, da ja das andere Ende des Kanals durch die Plombe geschlossen war. Bei jedem Druck machte das Tier (Taube) immer und ohne Ausnahme mit dem Kopf und den Augen eine Drehung in der Richtung der Strömung und zwar genau in der Ebene desjenigen Kanals, an welchem die Reizung ausgeführt wurde. Nach einiger Zeit brachte es den Kopf wieder in die Ausgangsstellung; wurde der Druck jetzt aufgehoben und also eine in entgegengesetzter Richtung gehende Strömung hervorgerufen, so machte das Tier wiederum eine Drehung mit dem Kopf und den Augen, dieses Mal aber in entgegen-

gesetzter Richtung, d. h. fortfahrend in der Richtung der Flüssigkeitsströmung und in der Ebene des gereizten Kanals.

Der Beweis dafür, dass die Strömungen der Endolymphe thatsächlich den normalen Reiz der Bogengänge abgeben, wird durch Rotationsversuche erhalten; bei denselben muss das Tier, um Komplikationen von Seite des Gesichtssinnes vorzubeugen, geblendet sein. Bringt man eine Taube in einen Rotationsapparat, z. B. in der Weise, dass sie um eine vertikale Axe nach rechts gedreht wird, so dreht die Taube den Kopf in horizontaler Richtung nach links, d. h. in entgegengesetzter Richtung gegen die Rotation und in gleicher Richtung wie die durch die Trägheit stattfindende Strömung der Endolymphe. Wenn der Kopf eine Strecke nach links gedreht worden ist, bewegt er sich eine Strecke nach rechts gegen die Mittellage, wird dann wieder nach links gedreht u. s. w. In dieser Weise schwingt der Kopf ununterbrochen hin und zurück, und auch die Augen nehmen an den Bewegungen teil. Es ist nun sehr wahrscheinlich, und wird durch mehrere Thatsachen bestätigt, dass die erste Phase der Bewegung eine Reaktion des Tieres gegen die Rotation darstellt; die zweite Phase wäre dann davon bedingt, dass, nachdem der Kopf genügend weit von der Mittelstellung entfernt wurde, die centripetalen Erregungen aus den Gelenken, Muskeln u. s. w. genügend stark geworden sind, um den Kopf gegen die Mittellage zurückzuführen.

Werden die beiden äusseren Bogengänge plombiert und also die Flüssigkeitsverschiebung in denselben vermieden, so bleibt die Reaktion auf Rotation fast vollständig aus. Dagegen können die vorderen und hinteren Bogengänge in beliebiger Zahl ausgeschaltet werden, ohne dass die Rotationsreaktion bei Drehung um eine vertikale Axe dadurch verändert wird.

Auch an Säugetieren treten bei der Rotation die charakteristischen Augenbewegungen hervor: sie fallen nach Durchschneidung der VIII. Gehirnnerven oder des Labyrinthes aus.

Hieraus scheint also zu folgen, dass die Bogengänge von den Bewegungen des Kopfes beeinflusst werden und zwar aller Wahrscheinlichkeit nach durch die dabei in der Endolymphe entstehenden Strömungen; sowie dass von den Bogengängen aus Reflexe ausgelöst werden, durch welche die Stellung des Kopfes und der Augen in zweckmässiger Weise verändert wird.

Die Bewegungen der Augen und des Kopfes bei der Rotation können bei geöffneten Augen auch bei labyrinthlosen Tieren auftreten. Im Beginn der Rotation empfindet das Tier die Verschiebung des Netzhautbildes; dieser Verschiebung sucht es eben zu widerstehen, indem es sich mit den Augen an dem Gesehenen festzuhalten strebt.

Die nachher folgende ruckartige Bewegung des Kopfes nach der Richtung der Rotation ist rein reflektorischer Natur und wird wahrscheinlich von der Erregung der Netzhaut, durch die schnelle Verschiebung der Netzhautbilder oder auch durch Muskelempfindungen des Halses und der Augenmuskeln ausgelöst.

Die Ausfallserscheinungen nach Ausschaltung des einen oder anderen Bogenganges, welche wir sub b zusammengestellt haben, lassen sich mit diesen Erfahrungen ohne besondere Schwierigkeit in Übereinstimmung bringen. Angenommen ein normales

Tier führe gelegentlich den Kopf nach rechts oder links. Hierdurch entstehen in den beiden äusseren Bogengängen Strömungen der Endolymphe in entgegengesetzter Richtung, und diese rufen reflektorisch eine Drehung des Kopfes in der Richtung der Strömung hervor, d. h. in einer Richtung, welche der Drehung des Kopfes entgegengesetzt ist. Werden die beiden äusseren Bogengänge durch Plombieren oder Durchschneidung ausgeschaltet, so bleiben die genannten Strömungen der Endolymphe und zugleich auch die davon ausgelösten Muskelbewegungen aus: der Kopf schwingt dann nach der Seite, bis die Bewegungsempfindungen von den Gelenken u. s. w. die kompensierende Muskelbewegung auslösen. Diese ist aber nicht so fein abgestuft, dass nicht der Kopf auf der anderen Seite der Mittellinie hinüberschwingt, und infolgedessen fällt es dem Tiere schwer, wieder ins Gleichgewicht zu kommen, nachdem es einmal beunruhigt worden ist. Wenn mehrere Bogengänge gleichzeitig ausser Funktion gesetzt werden, so werden auch die Schwingungen des Kopfes umfassender.

Die Schlaffheit der Muskeln erklärt sich nach Jensen vielleicht dadurch, dass das Tier seine Bewegungen ausführt, ohne dass durch diese nunmehr die normalerweise auftretenden mannigfachen Innervationen von seiten der Labyrinthe wachgerufen werden, welche in jedem Augenblick die erforderlichen Muskeln in Spannung versetzen. Nach Ewald würden dagegen von den Labyrinthen aus die Muskeln des Körpers in einem beständigen Tonus erhalten werden, dessen Wegfall nach Entfernung der Labyrinthe das Zustandekommen der Kontraktion erschwert und ihre Präcision schädigt.

Diejenigen Muskeln, welche die meiste Präcision zu der Erfüllung ihrer Aufgabe brauchen, leiden daher durch die Ausschaltung der Labyrinthe am meisten, also in erster Linie die Augenmuskeln, welche ihrerseits bei der Reizung der Labyrinthe ungemein stark bewegt werden; dann die Halsmuskulatur; geringere Präcision, aber dennoch eine sehr grosse, muss die Flügelmuskulatur haben, und eine noch geringere verlangen die Bewegungen der Beine.

Zur Deutung der Kopfverdrehungen bei einseitig labyrinthlosen Tauben heben Ewald und Jensen folgendes hervor. Wenn sich der Kopf bewegt, wird das übrigbleibende Labyrinth gereizt und bewirkt vorwiegend eine Kontraktion der Nacken- und Halsmuskeln auf der gekreuzten Körperseite. Der Kopf folgt unbehindert dem Zuge, da nicht, wie beim unverletzten Tier, alsbald von seiten des zweiten Labyrinthes ein kompensierender Zug in entgegengesetzter Richtung angeregt wird.

Nach der Durchschneidung der sensiblen Nerven des Hinterkörpers am Hunde treten, wie schon bemerkt (II, S. 103), Störungen auf, die in der Folgezeit sehr erheblich reduciert und ausgeglichen wurden. Werden dann die beiden Labyrinthe entfernt, so treten die Bewegungsstörungen wieder auf, und zwar ohne ausgeglichen zu werden. Der Hund bewegt sich allerdings auf ebener Erde ganz regelmässig und benutzt die Hinterbeine als wirkliche Stützen seines Körpers. Sobald aber grössere Ansprüche an ihn gestellt werden, wie beim Überspringen von Hindernissen, Treppengehen u. s. w., so lassen ihn seine Hinterbeine vollkommen im Stich. Der Hund beherrscht offenbar nach der doppelseitigen Labyrinthoperation nicht mehr wie früher die Muskulatur seiner asensiblen Hinterextremitäten (Beckel).

d. Die Otolithensäcke.

Bei einer geradlinigen Bewegung kann, wie leicht einzusehen, keine Strömung in den Bogengängen zuwege gebracht werden, weil die Einwirkung der Trägheit in den beiden Hälften jedes Bogenganges gleich gross ist und in entgegengesetzter Richtung verläuft. Dagegen scheinen, wie dies Breuer bemerkt hat, die Otolithenapparate bei solchen Bewegungen erregt werden zu können. Der Druck, welchen der Otolith auf das unterliegende nervöse Endorgan ausübt, ist von der Lage der Berührungsfläche zwischen Otolith und Epithel abhängig und variiert also bei verschiedenen Kopfstellungen und

zwar, wegen der verschiedenen Anordnungen der Maculae acusticae, bei den verschiedenen Otolithenapparaten in verschiedener Weise. Jede Stellung des Kopfes würde also von einer bestimmten Kombination der durch die betreffenden Apparate ausgelösten Druckempfindungen entsprochen werden, und diese Apparate wären daher Organe für die Auffassung von der Lage des Körpers im Verhältnis zu der Lotlinie.

Zu Anfang und Ende jeder Bewegung des Kopfes, sowie bei jeder Veränderung der Bewegungsgeschwindigkeit muss ausserdem, wie Breuer bemerkt, wegen der Trägheit der Otolithen, eine Verschiebung derselben an dem entsprechenden Endorgan stattfinden. Wenn nun, wie es Breuer nachzuweisen (II, S. 106) versucht hat, jeder Otolith seine besondere Gleitungsrichtung hat und diese Richtungen senkrecht gegeneinander stehen, so muss eine bestimmte Kopfbewegung die verschiedenen Otolithenapparate in verschiedener Weise beeinflussen. Durch diese Gleitung würden die zugehörigen Nervenendigungen gereizt werden. und man könnte sich daher denken, dass die Otolithenapparate die Vorstellung von geradlinigen, translatorischen Bewegungen des Kopfes und damit des ganzen Körpers vermitteln sollten.

Als Stütze dieser Auffassung können mehrere Beobachtungen an Fischen, wo betreffende Versuche verhältnismässig leicht auszuführen sind, citiert werden. Diese zeigen, dass die Orientierung der Tiere im Verhältnis zu der Lotlinie nach Entfernung oder Beschädigung der Otolithensäckchen wesentlich verloren geht (Sewall, Steiner, Loeb u. a.). Loeb hat auch nachgewiesen, dass bei den Fischen Verletzungen der Bogengänge allein nicht die Orientierung in Bezug auf die Lotlinie aufheben.

e. Erfahrungen am Menschen.

Die, wie oben bemerkt, bei den Tieren nachweislich von den Bogengängen bedingten Erscheinungen bei der Rotation stellen ein nicht gering zu schätzendes Mittel dar, um auch bei dem Menschen den Einfluss der Bogengänge zu studieren. Wird ein gesunder Mensch in einem passenden Apparat um eine vertikale Axe rotiert, so bewegen sich die beiden Augen zuerst langsam in der entgegengesetzten Richtung, dann schnell in derselben Richtung, in welcher die Drehung stattfindet. Diese Reaktion, die, wie es scheint, bei gesunden Menschen ganz konstant ist, wird sehr häufig (in etwa 50 Proc.) bei Taubstummen vermisst (Kreidl).

Nicht bei allen Taubstummen sind aber die Bogengänge krankhaft verändert: nach einer umfassenden Statistik von Mygind in Kopenhagen findet dies nur in etwa 56 Proc. der von ihm secierten Fälle statt. Wie ersichtlich, stimmt diese Zahl mit dem Procentsatz der Taubstummen, an welchen bei der Drehung keine Reaktion von Seiten der Augen nachzuweisen ist.

Kreidl giebt ferner an, dass dieselben Taubstummen, welche bei der Drehung die Augenreaktion nicht zeigten, beim Aufhören der Rotation auch nicht, wie dies bei normalen Menschen der Fall ist, an Schwindel litten, und

dementsprechend finden wir bei James die Angabe, dass unter 519 Taubstummen nur 199 an einem Drehschwindel litten.

Mach untersuchte näher die Empfindungen bei Rotation in einem dunklen Zimmer, wo also die Einwirkung der Gesichtsempfindungen ausgeschlossen war, und fand, dass man jede Änderung in der Rotationsgeschwindigkeit sehr leicht wahrnimmt, dagegen eine gleichmässige Rotation nicht auffassen kann. Nach Aufhören der Rotation hat man die Empfindung, als ob der Körper und seine Umgebung in entgegengesetzter Richtung rotierten. Die Axe, um welche diese scheinbare Rotation erfolgt, ändert sich mit der Lage des Kopfes, woraus folgt, dass das hierbei thätige Organ im Kopfe belegen ist. Dieses Organ haben wir wahrscheinlich gerade in den Bogengängen zu erkennen, welche also, ausser dem schon mehrfach besprochenen Reflexe, auch die bewusste Wahrnehmung der Winkelbeschleunigung zu vermitteln hätte.

Auch die Deutung, welche Breuer bezüglich der Aufgabe der Otolithenapparate gegeben hat, scheint sich beim Menschen gewissermassen zu bewähren. Gewisse Augenstellungen sind unzweifelhaft von der Lage des Kopfes im Verhältnis zu der Lotlinie abhängig. So ist z. B. bei Blinden die Beugung des Kopfes nach vorn von einer Hebung der Blickebene im Verhältnis zum Kopfe begleitet, und bei Senkung des Kopfes nach hinten erfolgt eine entsprechende Senkung der Blickebene (Breuer). Bei Sehenden kommen diese Augenbewegungen nicht vor. Dagegen begegnet man bei diesen einer Raddrehung des Auges um seine eigene Axe, wenn der Kopf nach der einen oder anderen Seite, rechts oder links gebeugt wird. Diese Raddrehung ist nicht durch die Nerven, welche die Muskelempfindungen auslösen, bedingt, denn sie erscheint auch in dem Falle, wenn der Gesamtkörper nach der einen oder anderen Seite schief gestellt wird ohne irgend welche Beugung in den Gelenken des Kopfes und des Halses. Wenn man bei horizontaler Rückenlage den Kopf z. B. nach rechts dreht, so werden die Augen nach links rotiert, während bei derselben Drehung des Kopfes in stehender Stellung keine Raddrehung des Auges erfolgt. Es scheinen also die betreffenden Raddrehungen der Augen von der veränderten Lage des Kopfes im Verhältnis zu der Lotlinie bedingt zu sein, und da sie, ihrem Charakter nach, ganz andersartig sind, als die von den Bogengängen aus ausgelösten, so dürfte die Annahme nicht von vornherein abzuweisen sein, dass sie durch die Otolithenapparate vermittelt werden, indem diese uns von der Richtung der Schwerlinie benachrichtigen und also für die Wahrnehmung der Orientierung unseres Körpers von grosser Bedeutung sind.

Es kann nicht im Ernst behauptet werden, dass wir den Otolithenapparaten allein die Wahrnehmung der Lage unseres Körpers verdanken, denn es steht ausser aller Frage, dass hierbei auch die sogenannten Muskelempfindungen, die Gesichtsempfindungen und die Empfindungen von Druck und Berührung eine sehr wesentliche Rolle spielen. Wenn aber der Mensch in solche Verhältnisse kommt, dass diese in einem hohen Grade ausgeschlossen sind, wie dies z. B. beim Tauchen unter die Wasseroberfläche der Fall ist, wobei die Einwirkung der Schwerkraft auf den Körper fast aufgehoben ist, so wird er fast ausschliesslich durch die von den Otolithenapparaten vermittelten Empfindungen über die Lage der Lotlinie orientiert. Wenigstens können wir bis jetzt in keiner anderen Weise folgende Beobachung von James deuten. Taubstumme — nicht alle, aber einige — welche beim Baden zufällig mit dem Kopf unter die Wasseroberfläche kommen, haben gar keine Vorstellung von der Orientierung ihres Körpers, sie wissen nicht, wo oben und

wo unten ist und glauben nahe am Ertrinken zu sein, und dies sogar, wenn ihr Rücken sich oberhalb der Wasseroberfläche befindet. Diese Erscheinungen kommen allerdings verhältnismässig selten vor, was aber mit der Erfahrung Mygind's übereinstimmt, dass die Otolithenapparate viel seltener als die Bogengänge der Sitz krankhafter Veränderungen sind.

Ferner hat man bei Taubstummen die Beobachtung gemacht, dass sie vielfach nur mit Schwierigkeit, ja gar nicht mit geschlossenen Augen auf einem Bein stehen können, — was möglicherweise mit den Angaben Ewald's über den Einfluss des Labyrinthes auf die Skelettmuskeln in eine gewisse Beziehung gebracht werden kann.

Endlich hat man den bei Leitung eines elektrischen Stromes quer durch den Kopf entstehenden Schwindel — den galvanischen Schwindel — mit einer künstlichen Reizung des Labyrinthes vielfach zusammengestellt. Bei Schliessung des Stromes glaubt man, dass der Kopf und der ganze Körper nach der Kathode geneigt wird, nach der Öffnung hat man die Empfindung, als ob man nach der entgegengesetzten Seite falle.

Es würde uns jedoch zu weit führen, wenn wir diese, wie es scheint sehr komplicierte Erscheinung und ihre Bedeutung für die Physiologie der Bogengänge näher erörtern wollten.

Aus den hier dargestellten Beobachtungen und Versuchen über die physiologische Aufgabe des Labyrinthes scheint mit einiger Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, dass es ein peripheres Organ darstellt, welches durch Reflexe verschiedene feinere Bewegungen besonders des Auges und des Kopfes reguliert und überhaupt für den Tonus und die Leistungsfähigkeit der Skelettmuskeln eine erhebliche Bedeutung hat. Wenn die Schlussfolgerung richtig ist, dass vom Labyrinth aus bewusste Empfindungen über die Lage des Kopfes und die Orientierung unseres Körpers erhalten werden, so dürfte das Labyrinth ausserdem als ein wirkliches Sinnesorgan aufgefasst werden müssen. Dass diese Empfindungen im allgemeinen nur undeutlich erscheinen, spricht nicht gegen ihr Vorhandensein, denn auch die durch die Nerven der Sehnen, Gelenke und Muskeln ausgelösten Empfindungen erscheinen uns, trotz ihrer nachweisbar so grossen Bedeutung, bei oberflächlicher Betrachtung viel weniger lebhaft als die Empfindungen, welche wir von den Sinnesorganen erhalten, die in der Regel durch äussere Einwirkungen erregt werden.

Noch ist eine Hypothese von Cyon über die physiologische Aufgabe der Bogengänge zu erwähnen. Nach dieser Hypothese würden sie periphere Organe des Raumsinnes darstellen, d. h. die Empfindungen, welche durch die Erregung der in den Ampullen sich verbreitenden Nervenendigungen hervorgerufen werden, würden dazu dienen, unsere Vorstellungen von dem dreidimensionalen Raume zu begründen. Mit Hilfe dieser Empfindungen könnte die Vorstellung von einem idealen Raume zu stande kommen, auf welchen sich alle unsere übrigen Sinneseindrücke, soweit sie auf die Anordnung der uns umgebenden Gegenstände und auf die Stellung unseres eigenen Körpers inmitten derselben Bezug haben, beziehen lassen.

Da indes eine eingehende Erörterung der verschiedenen über die Funktion der Bogengänge ausgesprochenen Hypothesen einen viel zu grossen Raum beanspruchen würde, so will ich mich damit begnügen, hier nur das Wichtigste der einigermassen sichergestellten Thatsachen mitgeteilt zu haben und verzichte auf jede weitere theoretische Erörterung der vorliegenden Frage.

Litteratur. St. von Stein, Die Lehre von den Funktionen der einzelnen Teile des Ohrlabyrinthes. Jena 1894. — J. R. Ewald, Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892.

NEUNZEHNTES KAPITEL.

Die Geschmacks- und Geruchsempfindungen.

Mit dem Geschmackssinn untersuchen wir die Beschaffenheit der festen und flüssigen Substanzen, die wir in die Mundhöhle führen, mit dem Geruchssinn die Beschaffenheit der durch die Nasenhöhlen strömenden Luft. Diese beiden Sinne arbeiten sehr oft zusammen, und zahlreiche Eindrücke, die wir gewöhnlich als Geschmacksempfindungen bezeichnen, haben in der That gar nichts mit dem Geschmackssinn zu thun, sondern sind lediglich von der Thätigkeit des Geruchssinns bedingt.

§ 1. Die Geschmacksempfindungen.

Als das periphere Organ des Geschmackssinns wird in der Regel nur die Zungenoberfläche bezeichnet. Dies scheint aber unrichtig zu sein, denn nach verschiedenen Autoren nehmen an der Geschmacksempfindung ausserdem die untere Fläche der Zungenspitze, der weiche und der harte Gaumen, die vorderen Gaumenpfeiler, die Tonsillen, die Uvula, die hintere Rachenwand, das Innere des Kehldeckels und die Wangenschleimhaut teil. Dies gilt aber nur vom kindlichen Alter; beim erwachsenen Menschen reagieren die Wangenschleimhaut und die Zungenmitte nicht mehr; in Einzelfällen bleibt aber die Unterseite der Zungenspitze auf beiden Seiten des Frenulums perceptionsfähig.

Die Endapparate der Geschmacknerven sind die von Lovén und Schwalbe entdeckten Geschmacksknospen oder Schmeckbecher, länglich ovale, etwa 0.08 mm lange und 0.04 mm breite Körper, welche im Epithel der Mundschleimhaut eingebettet sind. Sie bestehen teils aus Zellen, welche ihre äussere Begrenzung bilden (Deckzellen), teils aus den von diesen umgebenen Geschmackszellen, welche das eigentliche Sinnesepithel darstellen und mit den Nervenendigungen der Geschmacksnerven in irgend einer Weise in Verbindung treten. Um diese Geschmackszellen zu reizen, müssen die schmeckenden Substanzen mit diesen in Berührung kommen, und dies geschieht dadurch, dass die Geschmacksknospen an ihrer freien Oberfläche ein kleines Loch haben, in welches die zu kleinen Stiftchen verjüngten Enden der Geschmackszellen hineinragen.

Wegen des anatomischen Baues des Geschmacksorgans wird also, und zwar besonders wenn die Zunge von einer nicht zu dünnen Schleimschicht überzogen ist, das zur

Auslösung der Geschmacksempfindung notwendige Hineindringen der schmeckenden Substanzen in die Geschmacksknospen erschwert. Man kann z. B. die Zunge in ein Glas mit Zuckerwasser halten, ohne den süssen Geschmack früher zu empfinden, als man die Zunge an die Wand des Glases drückt und dadurch die Lösung in die Geschmacksknospen hineinpresst. Die Bewegungen der Zunge beim Essen wirken in derselben Richtung.

Die Geschmacksknospen finden sich hauptsächlich in den Papillae circumvallatae und den Leistchen der Papillae foliatae, sowie auf den Papillae fungiformes und vereinzelt an übrigen mit Geschmacksvermögen ausgestatteten Stellen der Mund- und Rachenschleimhaut.

Ausserdem besitzt die Zunge sowohl Tast- als Wärme- und Kältenerven.

Als Geschmacksnerven werden vor allem die NN. glossopharyngei bezeichnet. Wenn dies auch richtig ist, so liegen auf der anderen Seite nicht wenige Beobachtungen vor, aus welchen mit grosser Bestimmtheit hervorzugehen scheint, dass auch der N. trigeminus Geschmacksnerven bei verschiedenen Individuen in verschiedener Anzahl nach der Zunge führt.

Die vom Geschmackssinn vermittelten Empfindungen sind ihrer Qualität nach eigentlich nur von vier verschiedenen Arten, nämlich das Süsse, das Saure, das Bittere, das Salzige, wohinzu von einigen Autoren noch das Laugenhafte oder Alkalische und das Metallische gefügt wird.

Diese sechs Qualitäten können indes nicht als reine Geschmacksqualitäten aufgefasst werden, denn alle unsere Geschmackseindrücke sind von Tastsensationen begleitet (Kiesow). Am ausgeprägtesten tritt die Tastempfindung als Begleiterscheinung des Sauren auf; sie kündigt sich hier schon unterhalb der Geschmacksschwelle als schwach adstringierend an und begleitet die Geschmacksempfindung eine weite Strecke, bis sie allmählich in eine brennende Empfindung übergeht. Beim Salzigen tritt die Tastempfindung erst diesseit der Geschmacksschwelle als schwach brennende Begleitempfindung auf und nimmt mit jeder folgenden Intensitätsstufe stetig zu. Auch die an sich ziemlich reinen Geschmacksempfindungen des Süssen und Bitteren sind mit Tasteindrücken verbunden. Bei schwachen Lösungen von Rohrzucker hat man, noch bevor der Geschmackseindruck zum Vorschein kommt, eine Empfindung des Glatten und Weichlichen. Beim Bitteren ist der Schwellenwert deutlich von einer Sensation des Fettigen begleitet (Kiesow).

Das Alkalische und das Metallische wird von verschiedenen Autoren verschieden aufgefasst. Oehrwall sieht im Alkalischen eine Kombination mehrerer Geschmäcke mit begleitender Tastempfindung; nach anderen soll sie davon bedingt sein, dass die alkalische Flüssigkeit die oberflächlichste Epithellage der Zunge auflöst.

Der sogenannte ekelhafte Geschmack ist nach einigen Autoren der Ausdruck von antiperistaltischen Bewegungen der Schluckwege und des Magens.

Es ist nicht möglich, die Geschmackseindrücke in Unterabteilungen zu ordnen. Vorausgesetzt, dass wir von verschiedenen zu derselben Gruppe gehörigen Substanzen nur solche Lösungen anwenden, welche einen gleich starken Geschmack hervorrufen, so schmecken z. B. Salzsäure, Salpetersäure, Schwefelsäure, Essigsäure, Weinsäure und Oxalsäure ganz gleich. Dasselbe gilt von den bitteren Stoffen wie Strychnin, Chinin, Morphin und Pikrinsäure, sowie von den süssen, Milchzucker, Traubenzucker, Rohrzucker.

Die Frage, ob die Komponenten einer Mischung von Geschmacksstoffen an der ihnen ursprünglich eigenen Intensität eine Einbusse erleiden oder nicht, ist vor kurzem von Kiesow, und zwar mit folgendem Ergebnis näher untersucht worden.

Je zwei kombinierte Empfindungen (Süss und Salz, Süss und Sauer, Süss und Bitter, Salz und Sauer, Salz und Bitter, Sauer und Bitter), von welcher Qualität sie auch sein mögen, schwächen sich nach der intensiven Seite hin ab. Die abschwächende Wirkung ist indes bei den einzelnen Qualitäten verschieden stark; bei niederen Koncentrationsstufen erfolgte die Abschwächung bei den Gemengen von Salz und Sauer, sowie von Sauer und Bitter bis zu fast völligem Aufheben des Geschmackes. Wenn zu Süss einige Salzkörner hinzugethan wurden, so wurde oft ein Stadium erreicht, auf welchem in der Mischung die beiden an sich deutlich percipierbaren Empfindungen sich gegenseitig so gut wie neutralisiert hatten, und an die Stelle dieser beiden Qualitäten war eine Empfindung getreten, die Kiesow mit dem Ausdruck fade bezeichnet, und die er mit dem unbestimmt Laugigen, das man bei grosser Verdünnung von Natronlauge erhält, vergleicht.

Diese Abschwächung bezw. Veränderung des Geschmackes bei gleichzeitiger Einwirkung zweier verschiedener Geschmacksqualitäten tritt aber lange nicht immer zum Vorschein. Im Gegenteil verschmelzen die einzelnen Empfindungselemente zu einem abgerundeten Ganzen, aus dem die in einer solchen Verschmelzung enthaltenen Komponenten heraustreten. Es entsteht auf diese Weise ein Mischgeschmack, welcher nicht nur gleich einer Summe zweier an sich unvergleichbaren Qualitäten ist, denn daraus resultiert zugleich bei allen Kombinationen ein qualitativ Neues, das in der erzeugten Mischung als Grundgeschmack enthalten ist, aus dem man dann die denselben verursachenden Einzelempfindungen je nach der benutzten Lösungsstufe der letzteren herauserkennt. Dieser resultierende Grundgeschmack ist bei den Mischungen von Salzig und Süss, von Sauer und Bitter von so eigenartig qualitativer Färbung, dass man gar keine Bezeichnungen dafür finden kann. Bei den anderen Zusammensetzungen sprechen wir von einem süsssauren, bittersüssen, bittersalzigen Geschmack. Kurz, mit dem Geschmackssinn vermögen wir also bis zu einem erheblichen Grade die Einzelkomponenten aus einer Mischempfindung herauszufinden, obgleich auf der anderen Seite die verschiedenen Einzelempfindungen einander gegenseitig beeinflussen.

Im Zusammenhang hiermit stehen die von Kiesow beobachteten Kontrasterscheinungen beim Geschmackssinn. So führt z. B. Salz destilliertes Wasser in Süss über, hebt untermerkliche Werte von Süss über die Schwelle und verstärkt übermerkliche. Entsprechende Eigentümlichkeiten finden wir bei Salz und Sauer, sowie bei Süss und Sauer. Bitter bleibt aber von diesen Beziehungen ausgeschlossen. Salz und Süss, Salz und Sauer kontrastieren sowohl bei simultaner Reizung homologer Zungenteile, wie auch bei successiver Reizung auf der gleichen Stelle der Zunge, Süss und Sauer zeigen nur in letzterem Falle einen nachweisbaren Kontrast.

Während an der Zungenbasis alle Geschmacksqualitäten unterschieden werden, findet man bei der Zungenspitze bei verschiedenen Individuen für die verschiedenen Geschmacksqualitäten erhebliche Differenzen. In dieser Hinsicht stellt v. Vintschgau vier Gruppen auf: 1) Individuen, welche alle vier Geschmacksqualitäten unterscheiden; 2) Individuen, welche Süss, Salz und Sauer, weniger leicht aber Bitter uterscheiden; 3) Individuen, welche nur mit Schwierigkeit die verschiedenen Geschmacksqualitäten unterscheiden; 4) Individuen, welche an der Zungenspitze gar keine Geschmacksempfindungen haben.

Ferner hat eine und dieselbe Substanz, wenn sie an verschiedene Stellen der Zunge gebracht wird, einen verschie-

denen Geschmack. Nach HOWELL und CASTLE schmeckt das Bromsaccharin an der Zungenbasis bitter, an der Zungenspitze aber süss. — SHORE fand, dass eine 5proc. $MgSO_4$-Lösung an der Zungenspitze einen schwachsüssen, dann sauren Geschmack, an dem Zungenrande einen sauren und bitteren Geschmack, an der Zungenbasis einen rein bitteren Geschmack hatte.

Durch Cocain kann man die Empfindlichkeit der Zunge für Geschmacksreize erheblich herabsetzen. Die Wirkung ist aber für die verschiedenen Geschmacksqualitäten eine verschiedene. Eine 0.5proc. Cocainlösung wirkt am meisten auf das Bittere, sodann auf das Süsse, in dritter Linie auf das Saure ein, während sie auf Salz ohne Einfluss bleibt. (SHORE, KIESOW). — Die aus der Asclepiadee Gymnema sylvestre entstammende Gymnemasäure hebt, in genügender Koncentration auf die Zunge gebracht, sofort jede Sensation für Süss auf (EDGEWORTH); erst in zweiter Linie macht sie ihren Einfluss auf Bitter geltend und in einem noch viel geringeren Grade auf Salz und Sauer (SHORE, KIESOW).

Durch Ermittlung der Schwellenwerte fand KIESOW, dass die Zungenspitze die grösste Empfindlichkeit für Süss besitzt; an den Rändern tritt eine Neigung hervor, am intensivsten das Saure zu percipieren, während die Zungenbasis am meisten befähigt ist, bittere Sensationen zu vermitteln. Salz wird an der Spitze und den Rändern gleich, an der Basis geringer empfunden. An den übrigen Schmeckflächen ordnet sich die Empfindlichkeit für Süss und Bitter folgendermassen: weicher Gaumen, Gaumenpfeiler, Uvula, untere Seite der Spitze; — für Sauer: Gaumenpfeiler, weicher Gaumen, Uvula, untere Seite der Spitze: — für Salz: weicher Gaumen, untere Seite der Spitze, Gaumenpfeiler, Uvula. Die Empfindlichkeit dieser Teile ist jedoch eine bedeutend geringere als die der Zungenoberfläche.

Im kindlichen Alter scheinen in Bezug auf Süss (mit Ausnahme von Spitze und Rändern der Zunge, deren Empfindlichkeit eine grössere ist) alle Teile eine nahezu gleiche Empfindlichkeit zu haben.

Schon aus diesen Erfahrungen geht mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor, dass die verschiedenen Geschmacksqualitäten von verschiedenen Nerven vermittelt werden, ganz wie es mit den verschiedenen Qualitäten des Temperatursinns der Fall ist. Diese Folgerung ist von OEHRWALL durch direkte Versuche bestätigt worden.

Mittelst sehr feiner Pinsel brachte er eine Lösung von Zucker, Chinin oder Weinsäure auf verschiedene Papillae fungiformes und fand dabei, dass unter 125 an dem vorderen Teil der Zunge befindlichen derartigen Papillen 27 (= 21.6 Proc.) weder auf Weinsäure, Chinin noch Zucker reagierten. Unter den übrigen 98 Papillen reagierten 12 nur auf Weinsäure, 3 nur auf Zucker, 12 nur auf Zucker und Weinsäure, 7 nur auf Chinin und Weinsäure und 4 nur auf Zucker und Chinin. Durch Reizung der einzelnen Papillen mit Salzlösung wurde nie eine so deutliche Empfindung ausgelöst, dass sich über das Empfindungsvermögen verschiedener Papillen in Bezug auf Salz irgend etwas mit Bestimmtheit sagen lässt.

Um überhaupt eine Geschmacksempfindung hervorzurufen, darf die Menge und der Gehalt der in einer Lösung zugeführten oder in der Mundflüssigkeit aufgelösten schmeckenden Substanz nicht zu gering sein. Hiebei spielen ausserdem die Grösse der erregten Fläche und der Erregbarkeitszustand der Nerven eine wesentliche Rolle. So fand VALENTIN, dass 20 cbcm einer 1.2proc. Zuckerlösung keinen sogleich auffallenden Geschmack geben, während dies mit 1 cbcm einer 2.1proc. Lösung der Fall ist. Bei einem Flüssigkeitsquantum von 30 cbcm konnte CAMERER nur ausnahmsweise (in

8.7 Proc.) den Geschmack einer Salzlösung richtig angeben, wenn das betreffende Quantum nur 4.8 mg Salz, in 98.7 Proc. aber, wenn es 28.6 mg enthielt. — Die Bedeutung der gereizten Oberfläche ist ohne weiteres selbstverständlich, wenn wir uns daran erinnern, dass nicht alle Teile der Zungenschleimhaut mit Geschmacksknospen ausgerüstet sind. — Als Schwellenwerte bei Zufuhr eines Quantums von etwa 0.5 cbcm erhielt KIESOW im Mittel folgende Werte, welche sich auf eine Lösung in 100 Teilen destillierten Wassers beziehen:

	Zungenspitze	Zungenrand	Zungenbasis
Kochsalz	0.25	0.24—0.25	0.28
Rohrzucker	0.49	0.76—0.72	0.79
Salzsäure	0.010	0.007—0.006	0.016
Chininsulphat	0.0003	0.0002	0.00005

Betreffend den Einfluss der verschiedenen Variabeln auf die Erregbarkeit der Geschmacksnerven sei nur erwähnt, dass sie durch Kälte und Wärme auf einige Zeit die Fähigkeit verlieren, uns Geschmacksempfindungen zu verschaffen (E. H. WEBER). Die Kälte wirkt nach KIESOW auf den bitteren Geschmack am stärksten ein, auf den sauren so gut wie gar nicht. Die Wirkung der erhöhten Temperatur ist im allgemeinen eine intensivere als die der Kälte, nur die Empfindung des Sauren blieb in diesem Falle völlig unbeeinträchtigt.

Wenn man die Anode eines konstanten elektrischen Stromes an die Zunge, die Kathode an einen anderen Körperteil anlegt, so entsteht ein saurer, bei umgekehrter Anordnung ein brennender, meist als alkalisch bezeichneter Geschmack. Eine nähere Erörterung dieses sogen. elektrischen Geschmackes kann indes hier nicht in Frage kommen.

§ 2. Die Geruchsempfindungen.

Beim Menschen zeigt allerdings das Geruchsorgan, besonders für gewisse Gerüche, eine sehr grosse Empfindlichkeit, es ist bei ihm indes viel weniger leistungsfähig, als dies bei zahlreichen Säugetieren der Fall ist. Bei diesen ist das Geruchsorgan auch ein für das ganze Leben viel wichtigeres Organ als beim Menschen, denn wesentlich unter dessen Mitwirkung suchen und unterscheiden die betreffenden Säugetiere ihre Nahrung, welcher Art diese auch sein mag. In dieser Hinsicht spielt der Geruchssinn bei dem civilisierten Menschen wenigstens keine grössere Rolle, wenn auch auf der anderen Seite angegeben wird, dass einige sogen. wilde Völker einen sehr hoch entwickelten Geruchssinn besitzen; so erzählt HUMBOLDT, dass die peruanischen Indianer die Fährte des Wildes mit gleicher Schärfe wie Spürhunde zu verfolgen wissen. Beim civilisierten Menschen ist die Bedeutung des Geruchssinns lange nicht so gross: er dient teils dazu, die einzuatmende Luft zu prüfen, teils um die Beschaffenheit der zu geniessenden Kost zu untersuchen. In der Regel leistet er aber hierin nichts sehr Bedeutendes, denn der Geruchssinn stumpft sich sehr bald für einen gewissen Geruch ab und giebt dann keine Nachrichten mehr über eine etwa vorhandene schlechte Beschaffenheit der Luft, wie es z. B. mit den Bewohnern enger, schlecht ventilierter Wohnungen der Fall ist, und was die Nahrung betrifft, so werden die Angaben des Geruchssinns durch die konventionellen, an verschiedenen Orten und zu verschiedenen Zeiten ungleichen Gewohnheiten in einem sehr wesentlichen Grade beeinflusst.

Schon längst ist es bekannt, dass nur der oberste Teil der die Nasenhöhlen überziehenden Schleimhaut mit dem Riechepithel versehen ist. Die Untersuchungen v. Brunn's haben ergeben, dass sich die wirkliche Regio olfactoria auf einen verhältnismässig kleinen Teil der oberen Nasenmuschel und den gegenüberliegenden Bezirk der Nasenscheidewand erstreckt. Das Epithel nimmt hier einen Raum von der Grösse eines Fünfpfennigstückes sowohl an der medialen als an der lateralen Wand der Riechspalte ein und liegt unmittelbar am Dach der Nasenhöhle in möglichst grosser Entfernung vom Nasenloch.

Wenn wir nicht absichtlich die Inspiration modificieren, um die Luft direkt in den obersten Teil der Nase einzuführen, so geht der Luftstrom sowohl beim Ein- als beim Ausatmen nie höher als bis zu dem vorderen unteren Rand der oberen Muschel (Franke) und lässt also die eigentliche Regio olfactoria frei. Da nun auch bei der gewöhnlichen Inspiration Geruchsempfindungen ausgelöst werden, und da wir triftige Gründe dafür haben, dass die normale Reizung des Geruchsorganes durch materielle Moleküle stattfindet (vgl. unten), so ist die Reizung kaum anders als so zu erklären, dass die riechenden Moleküle durch Diffusion zu der Riechspalte aufsteigen.

Sobald der Strom durch die Nase zu gehen aufhört, verschwindet auch beinahe sofort der Geruch und wird auch bei der Exspiration nicht empfunden, wenn nicht viel von einem Riechstoff in die Nase hineingerät. Nach Fick soll diese Erscheinung davon bedingt sein, dass die Riechstoffe sehr schnell von der Riechschleimhaut resorbiert werden. Hierzu kommen noch andere rein mechanische Umstände, welche bewirken, dass unmittelbar nach Aufhören der Inspiration und wenn diese in die Exspiration übergeht, alles sich durch Wirbelströme vermengt und die mit Riechstoffen geschwängerte Luft mit der geruchlosen Luft aus den Nasengängen verdünnt wird; infolgedessen kann sich die Luft in der Riechspalte nicht neuerdings mit riechenden Teilen füllen, ehe ein neuer Atemzug sie wieder an den Eingang der Spalte gebracht hat.

Bei absichtlichem Riechen wird die Luft in den vordersten oder untersten Teil der Riechspalte wenigstens unmittelbar geleitet. Dies findet dadurch statt, dass die Nasenlöcher erweitert werden, indem die M. M. levatores alae nasi und compressores nasi die Nasenflügel von der Scheidewand entfernen, wobei der den Vorraum von der Nasenhöhle trennende Knorpelrand nach innen gedrängt wird, so dass der Grund dieses Vorraumes nicht mehr weit mit der Nasenhöhle kommuniciert, sondern in eine schmale, nach oben gerichtete Spalte verwandelt wird.

Da die Nase durch die Choanen mit dem Schlund in Verbindung steht, so werden natürlich auch von dort aus riechende Stoffe in die Nase und also in die Riechspalte hineinkommen können. Dies geschieht stets beim Essen. Indem ein Bissen in der Mundhöhle verweilt und darin gekaut wird, dringt der Geruch der Kost in den Schlundkopf. Die Ausatmung führt dann die Riechteile nach oben. Beim Schlucken ist die Nasenrachenhöhle vom Schlund abgeschlossen — sogleich nach erfolgtem Schlucken wird aber die Kommunikation wieder hergestellt und die jetzt folgende Ausatmung bringt die an der Pharynxwand verdampfenden Riechstoffe nach der Nase. In diesem Augenblick, nicht so lange die Flüssigkeit im Munde verweilt, schmeckt man das Aroma, das Bouquet des Getränkes.

Was ist eigentlich die Ursache davon, dass einige Substanzen riechend sind, andere aber nicht? — Man stellte sich lange vor, dass das Geruchsorgan durch Vibrationen, welche von der riechen-

den Substanz ausgingen, erregt würde, und stellte sich also den Geruchssinn als ein Analogon des Gehörssinns vor.

Die Hauptstütze für diese Auffassung fand man darin, dass man bei gewissen, stark riechenden Substanzen mit der Wage keine Gewichtsveränderung nachweisen konnte, und doch müsste ja eine solche vorhanden sein, wenn es richtig wäre, dass von diesen Substanzen materielle Teile sich loslösten und den Geruchssinn erregten. Indes wies BERTHOLLET nach, dass dies in der That der Fall war. Er brachte ein Stück Kampher in die Torricellische Leere eines Barometers. Infolgedessen sank das Quecksilber im Barometer allmählich herab, also angebend, dass sich kleine Partikelchen vom Kampher ablösten, in dem leeren Raum sammelten und durch ihren Druck das Quecksilber im Barometer zum Sinken brachten.

Ein anderer Beweis ist folgender, den wir TYNDALL verdanken. Die strahlende Wärme durchsetzt den luftleeren Raum, ohne absorbiert zu werden; wird aber ein Gas in den Weg der Wärmestrahlen gebracht, so wird je nach der Art des Gases ein grösserer oder geringerer Teil der Wärme davon zurückgehalten. Es zeigte sich nun, dass eine Luft, die mit riechenden Substanzen in Berührung gewesen war und ihre Dämpfe aufgenommen hatte, in einem viel höheren Grade als die reine atmosphärische Luft die strahlende Wärme absorbiert; so absorbieren die Dämpfe von Patschouli 32 mal, von Rosenöl 36 mal und von Anisöl 372 mal stärker die Wärme als die atmosphärische Luft.

Das specifische Gewicht der in der Natur vorkommenden Gerüche ist im allgemeinen ein sehr hohes, was dadurch nützlich wird, dass diese nicht so schnell verbreitet werden, sondern länger an Ort und Stelle haften bleiben und also für die Tiere das Aufsuchen der Beute oder der Nahrung erleichtern.

Die Gerüche verbreiten sich bei stillstehender Luft durch Diffusion; Luftströmungen u. dgl. tragen natürlich zum Weiterbefördern der Gerüche wesentlich bei. Das Diffusionsvermögen ist für verschiedene Gerüche verschieden.

Die von den riechenden Substanzen abgegebenen Dämpfe haften vielfach sehr fest an Glaswänden, an Papier, Baumwolle u. s. w.

Allerlei Riechstoffe, feste sowohl als flüssige, verteilen sich an der Wasseroberfläche äusserst fein. Wenn man eine kleine Menge Kampherpulver auf Wasser wirft, sieht man, wie sich unmittelbar jedes dieser Teilchen mit grosser Schnelligkeit zu drehen anfängt. Zugleich werden sie durch plötzliche und ruckweise erfolgende Bewegungen hin- und hergeworfen (ROMIEU). Auch zahlreiche andere Riechstoffe sind, auf Wasser geworfen, im stande, Bewegungen wie jene des Kampherpulvers auszuführen (LIÉGEOIS). Die Ursache dieser Bewegungen scheint in der Oberflächenspannung zu liegen (ZWAARDEMAKER).

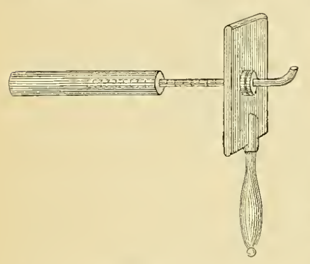
Das Freiwerden der riechenden Moleküle von der Oberfläche der riechenden Körper oder Flüssigkeiten findet durch einfache Verdampfung, Oxydationen, hydrolytische Spaltungen oder auch kompliciertere chemische Zersetzungen statt. Wir können uns auf die hieran sich knüpfenden Fragen nicht näher einlassen.

Viele Forscher, wie TORTUAL, E. H. WEBER, behaupteten, dass nur Dämpfe oder Gase, nicht aber Flüssigkeiten im stande wären, das Geruchsorgan zu erregen. Dem gegenüber wollte ARONSOHN nachweisen, dass auch Flüssigkeiten, welche Riechstoffe in grosser Verdünnung enthielten, fähig wären, eine Geruchsempfindung auszulösen. Gegen diese Versuche ist aber von ZWAARDEMAKER und anderen die Einwendung gemacht worden, dass die Luft aus der Riechspalte nicht völlig vertrieben wäre und dass also die Riechstoffe dennoch haben verdunsten können. Für die Richtig-

keit der ARONSOHN'schen Angaben scheint aber zu einem gewissen Grade der Umstand zu sprechen, dass Lösungen von Natriumphosphat, Magnesiumsulphat u. s. w. in die Nase gebracht eine deutliche, übrigens ziemlich gleiche Geruchswahrnehmung hervorbrachten.

In welcher Weise die riechenden Dämpfe das Riechepithel erregen, ist übrigens noch lange nicht entschieden. JOHANNES MÜLLER und mehrere andere Autoren stellten sich vor, dass diese Stoffe sich zuerst in den die Regio olfactoria überziehenden Schleim auflösten und dann in aufgelöstem Zustande das Riechepithel reizten. Da aber sehr zahlreiche riechende Substanzen gar nicht oder sehr wenig in Wasser löslich sind, hat ZWAARDEMAKER die Hypothese aufgestellt, dass die Reizung dadurch erfolgt, dass die riechenden Moleküle in Gasform mit den Flimmerhärchen der Riechzellen in Berührung kommen. Für die Ansicht MÜLLER's spricht aber ziemlich bestimmt die Thatsache, dass Fische, z. B. die Haifische, ein gut entwickeltes Geruchsvermögen haben.

Um die Empfindlichkeit des Geruchssinnes zu untersuchen, tropfte VALENTIN in einen grossen, 55 Liter Luft haltenden Ballon genau bekannte Quantitäten der auf ihren Geruch zu prüfenden Flüssigkeiten, bis die in dem Ballon befindliche Luft deutlich nach dieser Flüssigkeit roch (die bei solchen Versuchen zu beobachtenden Vorsichtsmassregeln können hier nicht besprochen werden). Derselben Methode haben sich viele andere Autoren bedient.



Figur 55. Olfaktometer. Nach Zwaardemaker.

Zu dem gleichen Zwecke hat ZWAARDEMAKER einen kleinen Apparat, den Olfaktometer, konstruiert (Fig. 55). Dessen wesentliche Bestandteile sind ein poröser Cylinder und ein Rohr, durch welches man riecht. Der Cylinder wird in die riechende Flüssigkeit, mit welcher man experimentieren will, getaucht und, nachdem seine Poren damit gefüllt sind, aus der Flüssigkeit entfernt, aussen abgetrocknet und flüchtig durchgeblasen. Dann wird die Riechröhre, welche genau in die Lichtung des Cylinders passt, in diese hineingesteckt und ihr freies Ende in das Nasenloch geführt. Der kleine hölzerne Schirm dient dazu, den Riechstoff von dem anderen Nasenloche abzuhalten. Wenn nun also durch die Röhre eingeatmet wird, muss die Luft durch den mit Riechstoff imprägnierten Cylinder strömen und nimmt von diesem Stoff eine um so grössere Menge auf, je weniger die Röhre in den Cylinder hineingeschoben ist. Um die Stärke des Geruches zu variieren, braucht man also nur die Röhre mehr oder weniger tief in den Cylinder hineinzuschieben. Wenn die Röhre so tief hineingeschoben ist, dass nur gerade eine Geruchsempfindung ausgelöst wird, so giebt die Länge der von der ausgeatmeten Luft in dem Cylinder durchlaufenen Strecke den Schwellenwert der Reizung an. Diese Länge nennt ZWAARDEMAKER eine Olfaktie. Da nun weiter innerhalb gewisser Grenzen wenigstens die Menge der von den Wänden des Cylinders abgegebenen Dämpfe in gerader Proportion zu der durchlaufenen Strecke steht, so kann man jeden Olfaktometer in Olfaktien einteilen, indem man den Schwellenwert als Einheit wählt. Hierdurch ist es möglich, an verschiedenen Individuen schnell und genau quantitative Untersuchungen über die Geruchsschärfe zu machen. Dass man für jeden einzelnen Riechstoff einen verschiedenen Cylinder braucht, und dass, auch bei derselben Riechsubstanz, zwei verschiedene Olfaktometer nicht dieselben Zahlen ergeben, leuchtet ohne weiteres ein.

Als Beispiel von der quantitativen Leistungsfähigkeit des menschlichen Geruchsorgans teile ich in der folgenden Tabelle nur einige wenige Bestimmungen mit.

Diese Zusammenstellung giebt nach Passy an, wie viel Milligramm der betreffenden Substanzen in 1 l Luft vorhanden sein müssen, um eine eben merkbare Geruchsempfindung hervorzurufen. Hierbei sei jedoch bemerkt, dass sämtliche Fehlerquellen in dem Sinne wirken, die Werte zu hoch zu machen.

	Milligramm pro Liter Luft
Orangeessenz	0.00005—0.001
Wintergrünessenz	0.000005—0.0004
Rosmarin	0.00005—0.0008
Äther	0.0005—0.004
Folia Menthae	0.0000005—0.00001
Kampher	0.005
Natürlicher Moschus	0.01—0.1
Künstlicher Moschus (Trinitroisobutyltoluen)	0.001—0.00005

Der geringste bisher veröffentlichte Wert für die Geruchsschwelle ist von Fischer und Penzoldt gefunden: sie beobachteten nämlich, dass 0.01 mg Merkaptan gleichmässig in 230 cbm Luft des abgeschlossenen Raumes verteilt, noch eine schwache, aber deutliche Geruchsempfindung gab; pro 1 l kommt hier nur 0.000 000 04 mg Merkaptan.

Man hat vielfach versucht, die Gerüche in ein natürliches System einzuteilen, und es kann nicht geleugnet werden, dass die neueren Bestrebungen in dieser Richtung, sowie die Bemerkungen Haycraft's über den Zusammenhang zwischen chemischer Konstitution und Geruch verschiedener Substanzen es in Aussicht stellen, dass wir einmal eine wirkliche Klassifikation erhalten werden. Auf dem jetzigen Standpunkt der Frage würde es jedoch einen viel zu grossen Raum beanspruchen, die betreffenden Thatsachen und Überlegungen hier zu erörtern, weshalb ich daher darauf verzichten muss.

Ich bemerke nur, dass sich unter denjenigen dampf- oder gasförmigen Substanzen, welche auf unser Geruchsorgan einwirken, verschiedene Stoffe finden, welche zu einem grösseren oder geringeren Teil nicht auf die Endapparate der Geruchsnerven, sondern auf die Endapparate der Tastnerven, des Trigeminus, einwirken, dass also die betreffenden Geruchsempfindungen zum grossen Teil wenigstens das Resultat einer Tastreizung sind. Hierher gehören alle die sogen. scharfen Riechstoffe, wie z. B. Chlor, Jod, Brom, Salpetersäure, Essigsäure, das gewöhnliche Ammoniak, Senföl u. s. w.

Wenn es uns auch noch nicht möglich ist, ein einfaches System der Gerüche aufzustellen, so können wir doch mit grosser Bestimmtheit sagen, dass die verschiedenartigen Geruchsempfindungen, zu einem gewissen Grade wenigstens, von verschiedenen Arten Geruchsnerven vermittelt werden. Dies geht schon daraus hervor, dass Individuen, die sonst einen wohl ausgebildeten Geruchssinn besitzen, ganz unvermögend sind, den Geruch gewisser Substanzen zu empfinden: ihnen fehlen diejenigen Geruchsnerven, welche bei anderen Individuen von den betreffenden Substanzen erregt werden. So giebt es z. B. Leute, denen ausschliesslich das Riechvermögen für Vanille fehlt, die aber für andere Gerüche empfänglich sind. Ähnlich verhält es sich mit dem Veilchengeruch, welcher von einigen Menschen gar nicht empfunden wird.

Noch bestimmter wird das Vorhandensein verschiedener Geruchsnerven durch die Erscheinungen der Ermüdung des Geruchsorganes bewiesen. Das Geruchsorgan ermüdet für einen bestimmten Reizeindruck ziemlich bald. Wir gewahren nach kurzer Zeit sogar einen ziemlich starken Geruch gar nicht mehr, selbst dann nicht, wenn wir schnüffeln oder tief atmen.

Nun hat ARONSOHN gezeigt, dass, wenn das Geruchsorgan für einen bestimmten Geruch erschöpft ist, es dennoch für andere Gerüche völlig leistungsfähig geblieben ist, dass also verschiedene Geruchsqualitäten verschiedene Bezirke der Geruchsnerven derart afficieren, dass eine Klasse von Riechstoffen einen Bezirk maximal erregt, einen zweiten in minderem Grade, einen dritten gar nicht. Wenn z. B. das Geruchsorgan für Jodtinktur ermüdet worden war, so wurde dadurch der Geruch folgender Substanzen gar nicht herabgesetzt: Ol. pini, cajeputi, succini, foeniculi, rosmarini, rutae, lavandulae, petroselini und Äther. Folgende zeigten einen verminderten Geruch: Ol. citri, salviae, macidis, terebinth., bergamottae, caryophyllae. Ganz ohne Geruch waren Weingeist und Ol. copaivae. Wenn es also sichergestellt ist, dass wir mehrere verschiedene Arten von Geruchsnerven haben, so ergiebt sich die Frage: wie viele solche Arten sind vorhanden? Diese Frage lässt sich indes noch nicht mit irgend welcher Sicherheit beantworten,

Schon längst weiss man, dass sich verschiedene Gerüche, wenn sie in geeigneten Mengen miteinander gemischt werden, entweder mehr oder weniger kompensieren oder auch zu einem sogenannten Mischgeruch vereinigen. So erscheinen 4 gm Jodoform mit 200 mg Perubalsam nahezu geruchlos, Ricinusöl kann durch das Aldehyd von Ceylonzimmtöl und Vanille kompensiert werden, so dass dessen ekelhafter Geruch grösstenteils beseitigt wird. Man könnte sich denken, dass die Ursache dieser Kompensation darin liege, dass die riechenden Stoffe sich untereinander zu geruchlosen Substanzen vereinigten und dass also die Kompensation eine rein chemische Erscheinung wäre. Dem ist aber nicht so, denn ZWAARDEMAKER hat gezeigt, dass eine ähnliche Kompensation, und zwar bis zur völligen Vernichtung jeder Geruchsempfindung auch dann erscheint, wenn durch einen doppelten Riechmesser die beiden Gerüche zu je einer Nasenhöhle geleitet werden. So macht der Kautschukgeruch, in genügender Menge in das eine Nasenloch hineingeleitet, den in das andere hineingeführten Geruch von Paraffin, Wachs, Tolubalsam verschwinden, und zwar auch wenn ziemlich starke Reize angewendet werden. Durch besondere Versuche überzeugte sich ZWAARDEMAKER, dass die Ermüdung der Geruchsnerven nicht das hier bestimmende ist.

Wie KIESOW hervorhebt, ist die von ZWAARDEMAKER nachgewiesene völlige Kompensation zweier Eindrücke, ohne dass eine neue Qualität daraus resultiert, eine im Gebiete sämtlicher Sinnesfunktionen einzig stehende Erscheinung, denn auch das Weiss bei der Mischung zweier komplementärer Farben (vgl. Kap. XXI) bleibt subjektiv so gut eine Farbenqualität wie jeder andere Lichteindruck. — Endlich liefert uns vor allem die Parfümindustrie zahlreiche Beweise dafür, dass aus zwei einfachen Gerüchen Mischgerüche entstehen. Es kann aber auch zutreffen, dass von zwei gleich starken Gerüchen nach Belieben der eine oder der andere wahrgenommen werden kann.

Litteratur: F. KIESOW, Geschmackssinn. WUNDT's Philosophische Studien, Bd. 10, 12; 1894, 1896. — HJ. OEHRWALL, Geschmackssinn. Skandinavisches Arch. f. Physiologie, 2; 1891. — H. ZWAARDEMAKER, Die Physiologie des Geruches. Leipzig 1895.

ZWANZIGSTES KAPITEL.

Die Gehörsempfindungen. Die Stimme und die Sprache.

Erster Abschnitt.

Die Gehörsempfindungen.

§ 1. Die adäquaten Reize des Gehörorgans.

Die adäquaten Reize des Gehörorgans sind Schwingungen elastischer Körper, welche wir als Schall empfinden.

Helmholtz, dessen Darstellung in seiner „Lehre von den Tonempfindungen als physiologische Grundlage für die Theorie der Musik“ ich hier wesentlich folgen werde, teilt die Gehörsempfindungen in zwei Gruppen, nämlich G e r ä u s c h e und m u s i k a l i s c h e K l ä n g e.

Das Sausen, Heulen und Zischen des Windes, das Plätschern des Wassers, das Rollen und Rasseln eines Wagens sind Beispiele der ersten Art, die Klänge sämtlicher musikalischer Instrumente Beispiele der zweiten Art des Schalles. Zwar können Geräusche und Klänge .in mannigfach wechselnden Verhältnissen sich vermischen und durch Zwischenstufen ineinander übergehen, ihre Extreme sind aber weit von einander getrennt.

Für die Geräusche ist ein schneller Wechsel verschiedenartiger Schallempfindungen charakteristisch; überall in den soeben angeführten Beispielen begegnen wir einem raschen und unregelmässigen, aber deutlich erkennbaren Wechsel stossweise anfblitzender verschiedenartiger Laute. — Ein musikalischer Klang dagegen erscheint dem Ohre als ein Schall, der vollkommen ruhig, gleichmässig und unveränderlich dauert, und bietet, so lange er besteht, keinen Wechsel von ungleichartigen Bestandteilen dar. Aus musikalischen Klängen kann man in der That Geräusche zusammensetzen, wie wenn man sämtliche Tasten eines Klaviers innerhalb der Breite von einer oder zwei Oktaven gleichzeitig anschlägt. Die musikalischen Klänge sind also die einfacheren Elemente der Gehörsempfindungen,

E i n m u s i k a l i s c h e r K l a n g w i r d d u r c h r e g e l m ä s s i g e p e r i o d i s c h e B e w e g u n g e n d e s t ö n e n d e n K ö r p e r s, welche er der Luft oder irgend einem anderen elastischen Körper mitteilt, hervorgerufen. Als eine regelmässig periodische Bewegung bezeichnen wir jede Bewegung,

welche nach genau gleichen Zeitabschnitten immer in genau derselben Weise wiederkehrt. Die Länge der gleichen Zeitabschnitte, welche zwischen einer und der nächsten Wiederholung der gleichen Bewegung verfliessen, nennen wir die Schwingungsdauer oder die Periode der betreffenden Bewegung.

In der Regel werden die Schwingungen dem Ohre durch die Luft zugeführt. Die Luftteilchen müssen daher regelmässig periodische Schwingungen ausführen, und zwar bewegen sie sich hin und zurück innerhalb enger Grenzen, wobei die Luft wechselweise verdichtet und verdünnt wird (Wellenberg und Wellenthal). Der Schall breitet sich kugelförmig nach allen Seiten immer weiter aus, indem neue Luftteilchen in Schwingungen versetzt werden.

In Bezug auf die Klänge haben wir zu unterscheiden 1) ihre Stärke, 2) ihre Tonhöhe und 3) ihre Klangfarbe (Timbre).

a. Die Tonstärke.

Die Stärke eines Klanges ist von der Amplitude der Schwingungen abhängig. Je grösser die Exkursionen sind, welche z. B. eine schwingende Saite macht, um so stärker ist der Klang bei unveränderter Entfernung von der Schallwelle. Je grösser die Entfernung von der Schallquelle ist, um so schwächer ist der Klang, und zwar verhält er sich umgekehrt wie die Quadrate der Entfernung.

b. Die Tonhöhe.

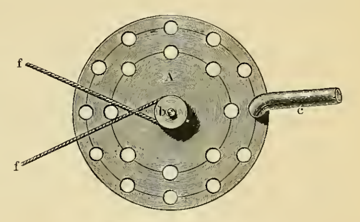
Die Tonhöhe wird durch die Schwingungsdauer oder, was ja dasselbe ist, von der Zahl der Schwingungen in 1 Sekunde bestimmt und ist von der Form der Bewegung während der Periode unabhängig. Je frequenter die Schwingungen in der Zeiteinheit, d. h. je kürzer die Periode derselben ist, um so höher ist der Ton.

Bei der Bestimmung der absoluten Schwingungszahl eines Tones begegnet man mehrfachen Schwierigkeiten. Zur Darlegung der Grundthatsachen auf diesem Gebiete ist es deshalb sehr bequem, einen besonderen Apparat zu haben, welcher wie, die Sirene (Fig. 56), es ohne Schwierigkeit erlaubt, die Zahl der Luftschwingungen, die den Ton hervorgebracht haben, leicht zu bestimmen.

A ist eine dünne Scheibe aus Pappe oder Blech, welche mit Löchern in mehreren koncentrischen Reihen und in derselben Reihe in genau gleichem Abstande versehen ist. Sie wird durch die Schnur *f*, welche um die Welle *b* läuft, in schnelle Umdrehung versetzt. Durch das Rohr *c* wird ein genügend starker Luftstrom gegen eine der Reihen von Löchern getrieben. Jedes Loch lässt daher, wenn es die Mündung des Rohres passiert, einen einzelnen Luftstoss austreten und dadurch wird, bei genügend schneller Umdrehung der Scheibe, ein Ton erzeugt, dessen Höhe von der Zahl der während einer Sekunde angeblasenen Löcher abhängig ist. Diese Zahl kann wiederum durch Zählung der Umdrehungen gefunden werden.

Nun zeigt die Erfahrung, dass die Höhe des also erzeugten Tones *nur* von der Anzahl der angeblasenen Löcher abhängig ist und dass die Grösse der Löcher und das stärkere oder schwächere Anblasen in dieser Hinsicht gar keine Rolle spielen. Hierdurch ist bewiesen, dass die Tonhöhe nur von der Schwingungszahl abhängig ist.

Je näher dem Centrum der Sirenscheibe die angeblasene Reihe liegt, d. h. je geringer die Zahl der bei einer Umdrehung angeblasenen Löcher ist, um so tiefer wird, bei unveränderter Umdrehungsgeschwindigkeit, der dabei erzeugte Ton. Die Tonhöhe ist also eine Funktion der Schwingungszahl und wird um so höher, je grösser die Zahl der Schwingungen ist.



Figur 56. Seebeck's Sirene.

Wenn eine Reihe mit 8 und eine mit 16 Löchern angeblasen wird, so ist der von dieser erzeugte Ton die Oktave des ersteren, d. h. der Ton, der die höhere Oktave eines anderen bildet, macht in gleicher Zeit genau doppelt so viel Schwingungen als der letztere, das Verhältnis dieser Töne ist also wie 1 : 2.

In derselben Weise findet man folgende Verhältnisse zwischen den Schwingungszahlen der verschiedenen Töne, welche in unserer Musik benutzt werden:

1 : 2 Oktave
2 : 3 Quinte
3 : 4 Qnarte
4 : 5 grosse Terz
5 : 6 kleine Terz
5 : 8 kleine Sexte
3 : 5 grosse Sexte.

Dies sind sämtliche konsonierende Intervalle innerhalb einer Oktave[1]). *Es verhalten sich also die Schwingungszahlen konsonanter Töne wie kleine ganze Zahlen.* Die physiologische Ursache dieser merkwürdigen Erscheinung werden wir später erörtern (S. 149).

Mittelst der angegebenen Verhältnisse zwischen den Schwingungszahlen bei verschiedenen Intervallen lässt sich die *ganze Tonleiter* leicht berechnen. Wir gehen von dem *Durdreiklang* (Grundton, grosse Terz und Quinte) aus. Der Durdreiklang auf dem Grundton (C) ist C : E : G, deren Schwingungszahlen sich wie $1 : {}^5/_4 : {}^3/_2$ d. h. wie 4 : 5 : 6 verhalten. Der Dreiklang auf der Quinte G ist G : H : D und die Verhältniszahlen ${}^3/_2 : \frac{5}{4} \times {}^3/_2 : {}^3/_2 \times {}^3/_2 = {}^3/_2 : \frac{15}{8} : \frac{9}{4} = 4 : 5 : 6$; der Durdreiklang auf der Quarte

[1]) Als konsonierend bezeichnen wir diejenigen Intervalle, welche beim Zusammenklingen einen an sich befriedigenden Eindruck hervorrufen.

ist F : A : C mit den Schwingungsverhältnissen $^4/_3 : \frac{4}{3} \times \frac{5}{4} : \frac{4}{3} \times \frac{3}{2} = \frac{4}{3} : \frac{20}{12} : \frac{12}{6} =$ 4 : 5 : 6. Für die C-Dur-Skala erhalten wir also

C	D	E	F	G	A	H	C
1	$^9/_8$ [1]	$^5/_4$	$^4/_3$	$^3/_2$	$^5/_3$	$^{15}/_8$	2.

Wenn die Tonreihe nach oben und unten fortgesetzt wird, erhalten wir immer wieder dieselben Verhältniszahlen zwischen den einzelnen Tönen im Durdreiklang, und wir können daher für die ganze Tonreihe die absoluten Schwingungszahlen der einzelnen Töne der Skala berechnen, wenn wir von der Schwingungszahl eines gegebenen Normaltones ausgehen. Als solcher wird der Ton mit 440 Schwingungen pro Sekunde angenommen.

Die gesamte Tonreihe wird in eine Anzahl verschiedener Oktaven geteilt, welche von der tiefsten gerechnet als Kontra-, grosse, ungestrichene oder kleine, eingestrichene, zweigestrichene u. s. w. Oktave bezeichnet werden. Um diese in gewöhnlicher Schrift anzugeben, versieht man die die verschiedenen Töne bezeichnenden Buchstaben mit verschiedenen Indices, wie dies am besten aus folgender Zusammenstellung hervorgeht.



Der Normalton mit 440 Schwingungen ist der Ton a der eingestrichenen Oktave. Die Schwingungszahlen der in der Musik benutzten Töne sind in folgender Tabelle zusammengestellt.

Noten	Kontra-Oktave	Grosse Oktave	Kleine Oktave	Eingestrichene Oktave	Zweigestrichene Oktave	Dreigestrichene Oktave	Viergestrichene Oktave
C	33	66	132	264	528	1056	2112
D	37.125	74.25	148.5	297	594	1188	2376
E	41.25	82.5	165	330	660	1320	2640
F	44	88	176	352	704	1408	2816
G	49.5	99	198	396	792	1584	3168
A	55	110	220	440	880	1760	3520
H	61.875	123.75	247.5	495	990	1980	3960

Nur von einer gewissen Frequenz an werden periodische Schwingungen überhaupt als ein Ton gehört, und nur bis zu einer obern Grenze können periodische Schwingungen unser Gehörorgan erregen.

Als untere Grenze der Hörfähigkeit von Schwingungen wird von Preyer 15—24, von Helmholtz 28, und von Bezold unter Anwendung sehr vervollkommneter experimenteller Hilfsmittel 11 pro Sekunde angegeben; jedoch fangen die Töne erst bei etwa

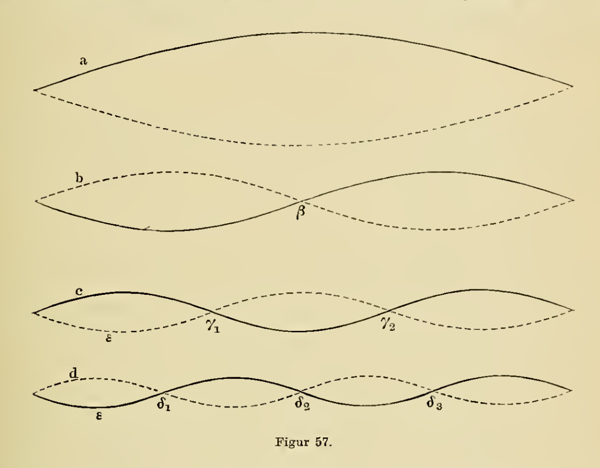
[1]) Die untere Oktave der Quinte im Dreiklang auf die Quinte.

40 Schwingungen an, eine bestimmte musikalische Höhe zu bekommen. Die obere Grenze der Hörfähigkeit liegt nach Preyer etwa bei 40000, nach Bezold bei 55000 Schwingungen, nach anderen beträchtlich tiefer. Der ganze Umfang der Tonreihe (11—55000) beträgt also im besten Fall über 12 Oktaven.

In der Musik werden aber weder die tiefsten noch die höchsten Töne benutzt. Der tiefste Ton bei grossen Orgeln ist $C_{,,}$ mit 16.5 Schwingungen; der musikalische Charakter dieses Tones ist aber, wie oben bemerkt, nur unvollständig. Die höchsten in der Musik verwendeten Töne sind a^{IV} c^{V} (3520—4224 Schwingungen, Pianoforte) bezw. d^{V} (4752 Schwingungen, Piccolaflöte). Der Umfang der in der Musik angewendeten Tonreihe beträgt also im allgemeinen nur 40—4700 Schwingungen, d. h. etwa 7 Oktaven.

c. Die Klangfarbe.

Wenn wir nacheinander genau denselben Ton auf verschiedenen Instrumenten, Violine, Klavier, Klarinette, Flöte u. s. w. angeben, so kann sogar



Figur 57.

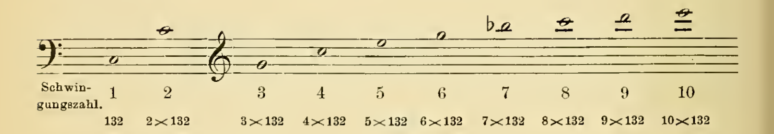
ein musikalisch ganz ungeübter Mensch ohne hinzusehen sagen, dass diese Töne, trotz ihrer gleichen Höhe, untereinander deutlich differieren, je nach dem angewendeten Instrument. Diese von den Verschiedenheiten der Instrumente bedingte Verschiedenheit eines und desselben Tones, welche ja auch für die menschliche Stimme gültig ist, wird als Klangfarbe (Timbre) bezeichnet.

Da die Ursache der Klangfarbe nicht in der Tonhöhe und also auch nicht in der Dauer der Schwingungsperiode liegen kann, muss sie auf Ungleichheiten in Bezug auf die Schwingungsform zurückgeführt werden, was in der That durch die Erfahrung bestätigt wird. Zum Teil wird die Klangfarbe auch von der Art bedingt, in welcher der Ton eingesetzt wird.

Wie ist dann diese verschiedene Schwingungsform zu erklären?

Wenn eine Saite in Schwingungen versetzt wird, so ist die Höhe des dabei erzeugten Tones von der Länge und Spannung der Saite abhängig: je länger die Saite bei konstanter Spannung ist, um so tiefer ist der Ton. Wenn man mit einem Finger die Mitte einer Saite leicht berührt und sie dann in Schwingungen versetzt, so schwingt jede Hälfte für sich, und zwar machen sie doppelt so viel Schwingungen als die ganze Saite; der Ton ist also die Oktave des von der ganzen Saite angegebenen Tones. In derselben Weise kann man eine Saite dazu bringen, in 3 oder 4 oder mehreren Abteilungen zu schwingen, und die Schwingungszahl der entsprechenden Töne wird dann 3, 4, u. s. w. mal grösser als die der ganzen Saite (vgl. Fig. 57).

Auch wenn die Saite in ihrer ganzen Länge schwingt, teilt sie sich in derselben Weise, wie soeben beschrieben wurde, in 2, 3, 4, 5 u. s. w. für sich schwingende Teile. Gleichzeitig damit, dass die Saite ihren Grundton entsendet, entsendet sie also Töne, deren Schwingungzahl 2, 3 u. s. w. mal grösser als die des Grundtones ist. Diese durch Partialschwingungen der Saite entstandenen Töne werden als Obertöne oder Partialtöne bezeichnet. Wenn die Schwingungszahl der Obertöne eine Multiple von derjenigen des Grundtones ist, heissen diese harmonische Obertöne; die Reihe und die Nummer der harmonischen Obertöne oder Partialtöne für c ist in dem folgenden Beispiel aufgenommen (der Grundton wird als der erste Partialton bezeichnet):



Was hier von einer Saite gesagt ist, gilt für alle musikalischen Instrumente überhaupt, einschliesslich der menschlichen Stimme. Es giebt aber auch Klänge, welche von Obertönen ganz frei sind und also nur aus einem einfachen Ton bestehen. Hierher gehört vor allem der Ton einer Stimmgabel (nachdem das beim Anschlagen oft auftretende, von hohen Obertönen bedingte Klirren aufgehört hat). Es sind diese Töne ungemein weich, frei von allem Scharfen und Rauhen. Vergleicht man die Klangfarbe eines solchen einfachen Tones mit der eines zusammengesetzten Klanges, dem sich die niedrigeren harmonischen Obertöne anschliessen, so hat der letztere etwas Klangvolleres, Metallischeres und Glänzenderes neben dem einfachen Ton.

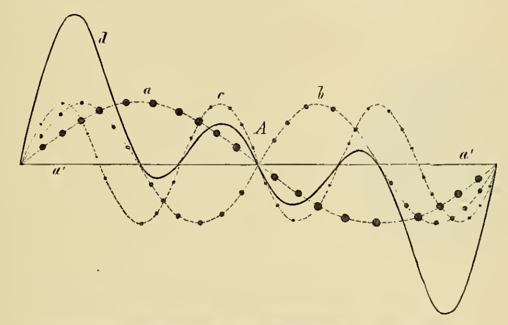
Die Schwingungsform eines einfachen Tones ist mit derjenigen eines Pendels identisch: die Entfernung des schwingenden Punktes von der Gleichgewichtslage ist gleich dem Sinus eines der Zeit proportional wachsenden Bogens; daher werden die einfachen Schwingungen auch Sinusschwingungen genannt.

Da nun die bei weitem meisten Klänge zusammengesetzt sind, ist es leicht einzusehen, dass sie wegen der Anzahl und der Stärke der anwesenden Obertöne vielfach variieren müssen, und wir können daher mit grosser Wahrscheinlichkeit als Ursache der verschiedenen Klangfarbe die Verschiedenheiten der begleitenden Obertöne bezeichnen.

Es ergiebt sich aber nun die Frage, wie es dem Ohr möglich wird, die von den Obertönen bewirkten Verschiedenheiten der Schwingungsform wahrzunehmen.

Wenn von einer Saite neben dem Grundton mehrere Obertöne klingen, müssen sich natürlich diese mannigfachen Schwingungen durch Interferenz beeinflussen, und zwar sind die dabei stattfindenden Veränderungen der Dichtigkeit der Luft gleich der Summe der entsprechenden Veränderungen, welche die einzelnen Schallwellenzüge einzeln genommen hervorgebracht hätten. Alle einfachen Töne sind reine Sinusschwingungen; klingen gleichzeitig mehrere verschiedene Töne, so superponieren sich dieselben. Als Beispiel sei auf die Figur 58 hingewiesen. Dort bezeichnet *a' a'* die Abscissenaxe, die mit Punkten bezeichneten Linien *a, b, c* stellen die Sinusschwingungen des Grundtones (die mit grossen Punkten gekennzeichnete Linie) und seiner zwei ersten Obertöne dar und die vollständig ausgezogene Linie *d* die durch die Interferenz der drei Töne hervorgerufene Schwingungsform. Wie ersichtlich, bleibt, trotz der Veränderung der Schwingungsform, doch die Periode des Grundtones unverändert.

Nun hat Fourier durch mathematische Analyse nachgewiesen, dass jede beliebige, regelmässig periodische Schwingungsform aus einer Summe



Figur 58. Zusammensetzung von Schwingungen. Nach Hensen.

von einfachen Schwingungen zusammengesetzt werden kann, deren Schwingungszahlen ein, zwei, drei, vier u. s. w. mal so gross sind als die Schwingungszahl der gegebenen Bewegung, sowie dass jede Schwingungsform nur in einer einzigen Weise und in keiner anderen als die Summe einer gewissen Anzahl pendelartiger Schwingungen dargestellt werden kann.

Die betreffenden Teiltöne sind aber nicht als eine bloss mathematische Fiktion zu betrachten, sondern haben eine reelle Existenz. Der Beweis dafür liegt darin, dass die Obertöne in einem gegebenen Klange mechanische Wirkungen nach der Aussenwelt ausüben können.

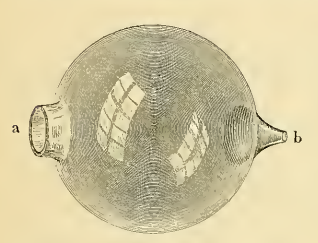
Eine solche Wirkung findet in der Erscheinung des Mittönens (der Resonanz) statt. Dieselbe kommt bei allen solchen Körpern vor, welche, wenn sie einmal durch irgend einen Anstoss in Schwingung geraten sind, eine längere Reihe von Schwingungen ausführen, ehe sie wieder zur Ruhe kommen. Wenn dergleichen Körper von regelmässig periodischen Stössen getroffen werden, von denen jeder einzelne viel zu schwach und unbedeutend

ist, um eine merkliche Bewegung des schwingungsfähigen Körpers hervorzubringen, so können dennoch sehr starke und ausgiebige Schwingungen des genannten Körpers entstehen, sofern die Periode seiner eigenen Schwingungen gleich ist der Periode jener schwachen Anstösse. Wenn dies aber nicht der Fall ist, so entsteht eine schwache oder ganz unmerkliche Bewegung.

Dergleichen periodische Anstösse gehen nun gewöhnlich von einem anderen, in regelmässigen Schwingungen begriffenen Körper aus; und dann rufen diese die Schwingungen des erstgenannten hervor.

Das einfachste Beispiel davon ist, wenn man auf einem Klavier eine Taste herabdrückt, so dass die entsprechende Saite von ihrem Dämpfer befreit wird, und dann den Ton dieser Saite in das Klavier hineinsingt: man hört dann, wie derselbe Ton im Klavier angegeben wird; die Intensität des mittönenden Tones ist um so grösser, je genauer man den Ton der Saite getroffen hat.

Wenn die Schwingungszahl des ursprünglichen Tones mit dem Ton des mittönenden Körpers nicht übereinstimmt, so schwingt sie dennoch mit, aber um so weniger, je grösser die Differenz der Tonhöhe ist. Dieses Mittönen erfolgt für ungleiche Töne um so leichter, je geringer die Masse des mittönenden Körpers ist; so werden z. B. gespannte Membranen, Darmsaiten u. dgl. leicht zum Mittönen gebracht, während andererseits Körper von grosser Masse nur in dem Fall mittönen, wenn ihr Ton mit dem des ursprünglich tönenden Körpers sehr genau übereinstimmt. In diesem Fall aber werden auch die durch Mittönen erregten Schwingungen sehr stark und dauern sehr lange, nachdem der primäre Ton aufgehört hat zu tönen.



Figur 59. Resonator nach Helmholtz.

Am schwierigsten sind Stimmgabeln in Mitschwingung zu versetzen. Um dies zu können, müssen sie auf ein Resonanzkästchen gesetzt werden, das selbst auf den betreffenden Ton gestimmt ist und die in ihm erzeugten Schwingungen auf die Stimmgabel überträgt.

Nun zeigt es sich, dass eine für einen gewissen Ton gestimmte Membran auch dann die Erscheinung des Mittönens darbietet, wenn ein tieferer Ton, unter dessen Obertönen sich der Membranton befindet, angegeben wird. — Hierbei ist die Beteiligung des Ohres ausgeschlossen.

Noch deutlicher kann man durch Mittönen das reelle Vorhandensein der Obertöne mittelst der von Helmholtz angegebenen Resonatoren nachweisen. Diese können verschiedener Form sein. Der in Figur 59 abgebildete Resonator hat die Form einer Hohlkugel, deren eine Öffnung *a* scharf abgeschnittene Ränder hat, die andere Öffnung *b* aber trichterförmig ausgezogen und so geformt ist, dass man sie in das Ohr einsetzen kann. Die Luftmasse eines solchen Resonators in Verbindung mit der des Gehörganges und mit dem Trommelfell bildet ein elastisches System, welches den Grundton der Kugel durch Mittönen in grosser Stärke hervorruft. Man hat natürlich eine ganze Reihe für verschiedene Töne gestimmter Resonatoren.

Wenn nun in einem Klang der Ton eines bestimmten Resonators anwesend ist, so wird dieser von ihm durch das Mittönen in einem so hohen Grade verstärkt, dass es unschwer gelingt, denselben für sich zu hören.

Diese und andere Erfahrungen, über welche hier nicht berichtet werden kann, ergeben also zu voller Evidenz, dass in dem zusammengesetzten Klang die verschiedenen Obertöne reell existieren.

Dass das Ohr dieselben auch auffassen kann und also jede solche einfache Schwingung empfindet, kann durch folgenden Versuch direkt nachgewiesen werden.

Man schlägt auf dem Klavier den Ton g′ und unmittelbar darauf den Ton c an, dessen zweiter Oberton g′ ist; wenn man die ganze Zeit hindurch die Aufmerksamkeit auf den Ton g′ gerichtet hat, so kann man ihn auch im Ton c erkennen; in derselben Weise kann man sich auch davon überzeugen, dass sich der Ton e″ unter den Obertönen von c befindet. Oft werden die Obertöne deutlicher, wenn die Saite ausklingt, denn es scheint, als ob diese langsamer als der Grundton ausklingen.

Die Fähigkeit des Ohres, Klänge in ihre Bestandteile zu zerlegen, wird endlich durch die alltägliche Erfahrung bezeugt, dass wir die einzelnen Töne eines Akkordes u. s. w. unschwer unterscheiden, wenn schon nur der musikalisch Gebildete es vermag, diese Töne zu benennen.

Die hier besprochenen Erfahrungen können in folgender Weise kurz zusammengefasst werden:

Jede Luftbewegung, welche einer zusammmengesetzten Klangmasse entspricht, kann in eine Summe einfacher pendelartiger Schwingungen zerlegt werden, und jeder solchen Schwingung entspricht ein Ton, den das Ohr empfindet und dessen Tonhöhe durch die Schwingungsdauer der entsprechenden Luftbewegung bestimmt ist (Ohm's Regel).

Wie wird es nun dem Ohre möglich, diese feine Analyse auszuführen? Da sich die Endigungen des Gehörnerven im Innerohr vorfinden, ist es deutlich, dass die Klänge ohne irgend welche erheblichere Veränderung bis dahin gelangen müssen, sowie dass die Zerlegung des Klanges in dessen einzelne Bestandteile dort stattfinden muss. Die hier stattfindenden Vorgänge werden wir in den nächsten Paragraphen untersuchen.

§ 2. Die Schallleitung im Ohr.

Das äussere und das mittlere Ohr sind nur ein Schallleitungsapparat, welcher es indes, wie die nähere Untersuchung der Gehörsempfindungen unzweifelhaft nachweist, vermag, den Schall ohne irgend welche erheblicheren Veränderungen nach dem inneren Ohr fortzuleiten. Bei dem Studium der Schallleitung haben wir die einzelnen Teile des äusseren und des mittleren Ohrs gesondert zu betrachten.

a. Das äussere Ohr.

Bei gewissen Tieren spielt die Ohrmuschel unzweifelhaft eine nicht ganz unerhebliche Rolle, um die Schallwellen aufzufangen. Da sie ausserdem durch ihre Muskeln in verschiedenen Richtungen grosse Exkursionen machen kann, dürfte sie auch für die Auffassung der Richtung des Schalles eine gewisse Bedeutung haben.

Beim Menschen scheint dagegen die Ohrmuschel nur eine sehr geringe Bedeutung zu haben. Erstens ist bei den meisten Menschen die Beweglichkeit der Ohrmuschel eine ganz minimale; die äusseren Muskeln des Ohres werden daher für die Auffassung der Schallrichtung keine Rolle spielen können, wie es überhaupt bis jetzt nicht gelungen ist, vollständig zu erklären, wie unsere übrigens nur sehr unsicheren Vorstellungen von der Schallrichtung zu stande kommen. Was nun die Reflexion der Schallwellen an der im grossen und ganzen unbeweglichen Ohrmuschel betrifft, so haben verschiedene Beobachter gefunden, dass die Gehörfähigkeit nicht vermindert wird, wenn die betreffende Reflexion z. B. durch ein in den äusseren Gehörgang hineingeführtes Glasrohr ausgeschlossen wird (Harless), und Mach hat nachgewiesen, dass bei so kleinen Oberflächen, wie denen der Ohrmuschel von einer regelmässigen Reflexion einigermassen langer Schallwellen keine Frage sein kann. Wenn auch andere im Gegensatz hierzu gefunden haben, dass die Ohrmuschel in irgend einer Weise, z. B. durch Schwingungen der Knorpel, für die Fortleitung des Schalles nicht ganz gleichgültig ist, so ergiebt sich doch aus allen hierhergehörigen Versuchen, dass die betreffende Leistung der Ohrmuschel beim Menschen jedenfalls eine sehr unwesentliche ist.

Der äussere Gehörgang dürfte wohl wesentlich als Schutzorgan des Trommelfells zu bezeichnen sein. Dies folgt schon aus seinem gebogenen Verlauf, infolgedessen man von der äusseren Öffnung des Gehörganges das Trommelfell in gerader Linie nur dann erreicht, wenn der knorpelige Teil desselben gestreckt und nach oben und hinten gezogen wird. Andere Umstände, welche für die Rolle des äusseren Gehörganges als Schutzorgan sprechen, sind: die empfindlichen Tasthaare im äusseren Teil des Ganges, die Sekretion des Ohrwachses, welches, wohl wegen seines Geruches, dem Eindringen von Insekten in den Gehörgang entgegenwirkt, u. s. w. Auch schützt der Gehörgang das mittlere und innere Ohr vor Temperaturschwankungen.

Wie jeder abgeschlossene Hohlraum, hat auch der äussere Gehörgang seinen eigenen Ton; dieser liegt jedoch ziemlich hoch, zwischen c^{IV} und a^{IV} (Helmholtz, Hensen). Wenn dieser Ton in einem Schall enthalten ist, so wird derselbe natürlich durch das Mittönen des Gehörganges im Verhältnis zu den übrigen Tönen verstärkt, was aber, wegen der hohen Lage des Tones, keine grössere Bedeutung hat.

Auch durch Knochenleitung wird der Schall dem mittleren und inneren Ohr zugeführt. Eine Stimmgabel, die so weit ausgeklungen, dass sie, vor das Ohr gehalten, keine Schallempfindung mehr verursacht, ruft eine solche hervor, wenn sie gegen die Zähne gehalten wird.

Diese Leitung geschieht teils direkt durch die Knochen zum inneren Ohr, teils so, dass sich die Schallwellen durch die Knochenleitung nach dem Trommelfell fortpflanzen und dann, wie gewöhnlich, unter Mitwirkung der Gehörknöchelchen auf das innere Ohr übertragen werden. Dass die letztere Art der Übertragung die wesentliche ist, wird u. a. durch die Beobachtung Rinne's nachgewiesen, dass der Gehöreindruck bei einer gegen die Zähne gestellten Stimmgabel merklich ansteigt, wenn der äussere Gehörgang vollständig verschlossen wird. Dies beruht nach Mach darauf, dass bei der Knochenleitung der Ton mit erheblicher Stärke aus dem offenen Gehörgang in die Luft entweicht, was bei geschlossenem Gehörgang verhindert wird.

b. Das mittlere Ohr.

1. Die Schwingungen des Trommelfells. Das Trommelfell ist eine 0.1 mm dicke, fibröse, hauptsächlich aus äusseren radiären und inneren cirkulären Fasern gebildete Haut, welche am inneren Ende des äusseren Gehörgangs befestigt ist und durch den in ihr längs eines Radius eingewebten langen Fortsatz des Hammers mit ihrer Mitte nach einwärts gezogen ist. Hierdurch hat das Trommelfell die Form eines schief abgeschnittenen, unregelmässigen Trichters von etwa 125° Öffnung bekommen.

Das Trommelfell wird durch die ihm zugeleiteten Schwingungen selber zum Vibrieren gebracht, und zwar folgt es sehr genau den Schwingungen der Luft, ohne bestimmte Tonhöhen zu begünstigen.

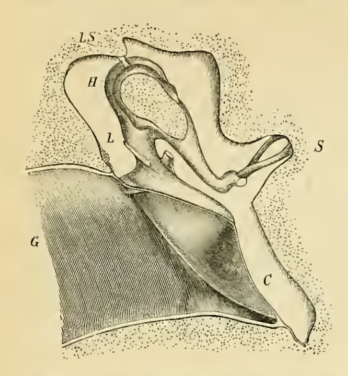
Diese treue Wiedergabe könnte in zweierlei Weise erklärt werden. Erstens könnte es der Fall sein, dass beim Trommelfellapparate jeder Anstoss für sich wirkt, ohne dass von einem oder mehreren vorhergehenden noch ein Rest von Energie im Apparate übrig wäre. Zweitens könnte der Eigenton des Trommelfells ein so hoher sein, dass er als Komponente mit erheblicher Stärke in den gewöhnlich vorkommenden Klängen nicht enthalten wäre.

Unter Hinweis darauf, dass ein sehr starker Knall im Verhältnis zu einem aus einer Trompete kommenden Ton lange nicht einen so starken Gehöreindruck hervorruft, wie es der Fall sein müsste, wenn die erste Annahme richtig wäre, stellt Fick den Satz auf, dass das Trommelfell zwar nicht bestimmte, regelmässig periodische Schwingungen gegenüber anderen begünstigt, jedoch regelmässig periodische Bewegungen überhaupt gegenüber einzelnen Anstössen begünstigt. Es muss also im Trommelfell in merklichem Masse eine Summierung der Energie aufeinander folgender regelmässiger Schwingungen stattfinden, oder mit anderen Worten, das Trommelfell muss als ein Resonanzapparat betrachtet werden.

Als die wichtigste Eigentümlichkeit im Bau des Trommelfells hebt Fick die Einwebung eines starren Körpers, des Hammerstiels, hervor und hat die Eigenschaften einer solchen Membran an einem künstlichen Modell näher untersucht. Es stellte sich nun in der That heraus, dass solche Membranen, welcher Grösse sie auch waren, keine Tonhöhe begünstigten, ganz wie es mit dem Resonanzboden eines musikalischen Instrumentes der Fall ist. Zu selbständigen Schwingungen angeregt, gaben sie einen Klang, der alle möglichen harmonischen und unharmonischen Töne enthielt. Sie waren also ganz wie das Trommelfell des Ohres zur Reproduktion der verschiedensten Laute in hohem Grade geeignet.

Auf diese Erfahrungen gestützt, entwickelt Fick folgende Vorstellung von dem Mechanismus des Trommelfells. Die spannenden Kräfte, welche auf den eingefügten Hammerstiel wirken, werden von einzelnen Sektoren und Streifen des Trommelfells ausgeübt, die teils vom centralen Ende des Stieles, teils von seinen übrigen Punkten ausgehend nach den Punkten des kreisförmigen Randes überspringen. Wären alle diese Streifen unabhängig von einander, so könnten sie gewissermassen als Saiten von verschiedener Länge und wohl auch verschiedener Spannung angesehen werden, so dass ihnen verschiedene und ziemlich stetig auf einander folgende Eigentöne zukommen. Diese Streifen sind nun in der Wirklichkeit nicht völlig freie von einander unabhängige Saiten, aber es werden doch gewiss einzelne derselben schwingen können, ohne dass wenigstens die weit entfernten stark mitbewegt zu werden brauchen. Infolgedessen werden regelmässig periodische Bewegungen durch Summierung der Energie successiver Schwingungen, gegenüber Einzelschwingungen begünstigt und doch Schwingungen von beliebiger Anzahl und Form ganz treu auf die Spitze des Hammerstieles übertragen. Denn unter den Membranstreifen werden sich immer solche finden, welche auf

die gleichen Schwingungszahlen eines aus mehreren Tönen zusammengesetzten Klanges gestimmt sind. Sie werden daher in heftige Bewegung geraten und durch Zug an ihren Ansatzpunkten am Hammerstiel diesen in eine gleiche Anzahl von Schwingungen versetzen. Da aber dieser als starrer Körper nur als Ganzes schwingen kann, so werden in der Bewegungsform seines centralen Endes die sämtlichen Komponenten vertreten sein.

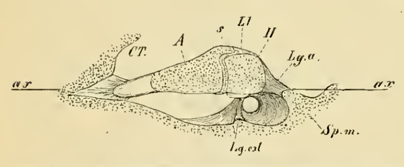


Figur 60. Durchschnitt des Gehörgangs und der Trommelhöhle dicht hinter dem Hammerstiel und in der Richtung desselben, vom linken Ohr, viermal vergrössert. Nach Hensen. *G*, Gehörgang; *C*, Cavum tympani; *S*, der Steigbügel; *H*, der Hammer, an dessen Hals bei *L* eine Leiste vorspringt, an welche sich die Ligamente ansetzen. Zwischen dem langen Fortsatz des Ambos und dem Hammerstiel sieht man die Sehne des Tensor tympani. *LS*, Ligamentum superius.

Die eigentümliche Form des Trommelfells hat auch dadurch eine wesentliche Bedeutung, dass, wie Helmholtz nachgewiesen hat, die Exkursionen der Trommelfellmitte verkleinert werden, ihre Kraft aber sich vergrössert, was für die Zwecke der Schwingungsübertragung auf das Labyrinthwasser sehr wichtig ist.

2. Die Gehörknöchelchen. Betreffend die Anatomie der Gehörknöchelchen verweise ich auf die anatomischen Lehrbücher und werde hier nur die für das Verständnis ihrer physiologischen Aufgabe wichtigsten Thatsachen bezüglich ihrer Befestigungsweise nach Hensen und Schwalbe kurz mitteilen (vgl. Fig. 60, 61).

Der Hammer ist durch drei Ligamente mit der Wand der Paukenhöhle verbunden (Fig. 61). Unter diesen verläuft das Lig. anterius von dem Processus longus und im Umkreis von dessen Basis teils nach der Spina tympanica major (*Sp. m.*), teils durch die Glaser'sche Spalte bis zur Spina angularis des Keilbeines. Das Ligamentum externum (*Lig. ext.*) ist ein straffes kurzes Band, welches von der ganzen hinteren Hälfte des Randes des Rivini'schen Ausschnittes bis zur Spina tympanica minor gegenüber dem Hammer entspringt und von dieser verhältnismässig langen Insertionslinie seine Fasern zu der Crista mallei zusammendrängt. Das Ligamentum superius (Fig. 60, *L.S.*) beschränkt die Beweglichkeit der Knochen nach abwärts.



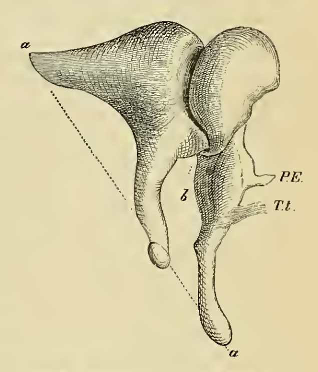
Figur 61. Fast horizontaler Durchschnitt durch das Cavum tympani *CT* des rechten Ohres, viermal vergrössert. Nach Hensen. Der Schnitt geht dicht über den Rivini'schen Ausschnitt senkrecht gegen die Ebene der Figur 60. *H* medialer Rand der Schnittfläche des Hammerkopfes. *A* Ambos, dessen kurzer Fortsatz angeschnitten ist und durch Bandmasse befestigt mit der Spitze in seiner Knochennische ruht. Von der Spina major, *Sp. m.*, der Wand des Cavum tympani geht das Ligamentum anterius, *Lg. a.*, zum Hammer, sich bis zum Ligamentum laterale des Hammer-Ambosgelenks fortsetzend. Über dem Rivini'schen Ausschnitt geht zum Hammer das Ligamentum externum, *Lig. ext.*

Die Spitze des kurzen Ambosschenkels wird durch einen mächtigen Bandapparat (Lig. incudis posterius) mit der gegenüber liegenden Wand der Paukenhöhle verbunden.

Wenn bei seinen Schwingungen das Trommelfell sich nach innen oder aussen bewegt, so geht natürlich auch der Hammerstiel in derselben Richtung, der Hammerkopf aber in entgegengesetzter. Eine zu grosse Exkursion des Manubriums nach aussen wird durch das Lig. externum verhindert.

Gegen den Hammerkopf artikuliert der Ambos mittelst eines eigentümlichen, im ganzen sattelförmigen Gelenkes, dessen physiologische Bedeutung besonders durch Helmholtz aufgeklärt worden ist. Das Hammer-Ambosgelenk ist mit Sperrzähnen versehen, welche, wie aus der Abbildung (Fig. 62) ersichtlich ist, es bewirken, dass bei jeder Bewegung des Hammerstiels nach innen der Ambos mitfolgen muss, während die Sperrzähne auseinander weichen, wenn der Hammerstiel nach aussen getrieben wird. Hierdurch ist also dafür gesorgt, dass der Steigbügel bei Auswärtsbewegungen des Trommelfells nicht mitzufolgen braucht und also nicht Gefahr läuft, von dem Foramen ovale herausgerissen zu werden. Nach Helmholtz kann der Hammer um 5° nach aussen gedreht werden, ohne den Ambos mitzunehmen.

Denkt man sich Hammer und Ambos so aneinander gelegt, dass ihre Sperrzähne aneinander klemmen und beide sich wie ein zusammenhängender fester Körper bewegen, und dass ein Druck auf die Spitze des Hammerstieles diese nach innen treibt, so kann man das System der beiden Knöchelchen als einen einarmigen Hebel betrachten, dessen Hypomochlion da liegt, wo die Spitze des kurzen Fortsatzes des Ambosses sich nach aussen gegen die Wand der Trommelhöhle anstemmt. Die Spitze des Hammergriffs stellt den Angriffspunkt der Kraft dar, die Spitze des langen Ambosfortsatzes den Punkt, der auf die Last, den Steigbügel, wirkt. Diese drei Punkte liegen nun sehr nahe in einer geraden Linie, so dass sich das Ambos-Steigbügelgelenk nur ganz wenig nach innen zu von der geraden Verbindungslinie der Spitze des Hammerstieles und der äusseren Seite des Ambos-Trommelhöhlegelenkes entfernt. Die ganze Länge des Hebels *aa* ist etwa 9.5 mm, der kürzere Arm zwischen den beiden Spitzen des Ambosses etwa 6.3 mm, so dass derselbe gerade zwei Drittel des längeren beträgt.



Figur 62. Hammer und Ambos. Nach Helmholtz. *PE*, Processus Folianus; *Tt*, Tensor tympani; *b*, Sperrzahn des Ambos.

Daraus folgt, dass, wenn Hammer und Ambos fest gegeneinander liegen, die Exkursion der Spitze des langen Ambosfortsatzes nur $^2/_3$ des Hammerstiels betragen wird, die Grösse des Druckes aber, die jener auf den Steigbügel ausübt, $1^1/_2$ mal so gross sein wird als die Kraft, welche gegen die Spitze des Hammerstieles wirkt (Helmholtz).

Der Steigbügel ist einerseits durch starke Ligamente mit dem langen Ambosfortsatz verbunden, andererseits mittelst seiner Basis in das ovale Fenster eingesetzt und dort mittelst einer dünnen Membran befestigt. Der Steigbügel muss alle Bewegungen des langen Ambosfortsatzes mitmachen, und seine Platte wird also bei der Einwärtsbewegung des Trommelfells in das Labyrinth hineingedrückt. Dabei findet auch eine geringe Drehung um die Längsaxe der Platte statt. Dem Eindrücken der Steigbügelplatte wird durch die Unnachgiebigkeit der Befestigungsmembran eine Grenze gesetzt.

Die Schallübertragung durch die Gehörknöchelchen auf das innere Ohr könnte entweder dadurch, dass diese als ein Ganzes schwingen, oder auch durch molekulare Bewegungen

in den Gehörknöchelchen stattfinden. Letzteres ist jedoch nicht der Fall. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Schalles in Knochen beträgt etwa 2000 m pro Sekunde. Der höchste hörbare Ton macht etwa 50000 Schwingungen, seine Wellenlänge in den Knochen ist also 2000 : 50000 = 40 mm. Der Hammerstiel ist 1 mm dick, also nur $^1/_{40}$ der betreffenden Wellenlänge. Bei jeder Schwingung wirkt daher während $^{19}/_{40}$ der Periode auf alle Moleküle des Hammerstieles ein Druck nach innen; während $^1/_{40}$ der Periode ist die eine Hälfte der Moleküle demselben Druck, die andere Hälfte einem Zug ausgesetzt, und während der letzten $^{19}/_{40}$ der Periode wirkt der Zug auf alle Moleküle. Weil nun also alle Moleküle des Hammerstieles während jeder Hälfte der Periode in eine und dieselbe Richtung gedrängt werden, müssen natürlich die ganze Masse des Hammers, sowie die übrigen Gehörknöchelchen in derselben Richtung bewegt werden. Bei weniger frequenten Schwingungen gilt dies natürlich a fortiori. Die Fortpflanzung des Schalls von dem Trommelfell nach dem Labyrinth geschieht also durch Massenschwingungen der Gehörknöchelchen.

Diese Schlussfolgerung ist von Politzer durch direkte Versuche bestätigt worden. Er klebte Fäden auf Hammer und Ambos und liess sie auf einen rotierenden Cylinder schreiben. Einfache Töne, Schwebungen und etwas zusammengesetzte Schwingungen wurden so gezeichnet.

Das von einem dünnen Häutchen geschlossene runde Fenster soll wohl vor allem als ein elastischer Verschluss der Perilymphe des Labyrinthes die Möglichkeit zum Ausweichen bei den Schwingungen der in das ovale Fenster eingesetzten Steigbügelplatte dienen. In derselben Richtung wirkt wahrscheinlich auch der Aquaeductus vestibuli und der Aquaeductus cochleae, welche beiden an bestimmten Stellen der inneren Oberfläche des knöchernen Labyrinthes beginnen und auf der Aussenfläche des Felsenbeines ausmünden. Die Endolymphe hat eine Schutzvorrichtung in dem Ductus endolymphaticus, welcher einerseits mit dem Utriculus und Sacculus sowie dadurch mit der Scala media der Schnecke in Verbindung steht, andererseits das Felsenbein durchsetzt und an dessen hinterer Oberfläche unterhalb der harten Hirnhaut in eine kleine Blase endigt.

Das runde Fenster dürfte ausserdem dazu dienen können, Schwingungen dem Labyrinth zuzuleiten, was man bei unnachgiebig verschlossenem ovalem Fenster in der That beobachtet hat.

Über den Umfang der Bewegungen im Schallleitungsapparat des menschlichen Ohres hat Bezold mittelst eines in das Labyrinth eingesetzten Manometers folgende Zahlenangaben mitgeteilt. Bei offener Trommelhöhle beträgt die maximale Bewegung des Steigbügels infolge von Druckschwankungen im äusseren Gehörgang im Durchschnitt 0.04 mm. Davon kommt etwa $^1/_4$ auf die Bewegung nach innen und $^3/_4$ auf die Bewegung nach aussen. Das Bewegungsmaximum des Hammergriffes bei Luftdruckschwankungen im äusseren Gehörgang beträgt etwa 0.76 mm, wovon etwa $^1/_3$ auf die Einwärts- und $^2/_3$ auf die Auswärtsbewegung fallen. Das entsprechende Bewegungsmaximum beim unteren Ende des langen Ambosfortsatzes beträgt 0.21 mm. Auch hier verhalten sich die Bewegungen nach innen und nach aussen etwa wie 1 : 2. Am isolierten ovalen Fenster betragen die Exkursionen der Steigbügelplatte, wenn die Stapediussehne erhalten ist, etwa 0.063 mm und sind in beiden Richtungen etwa gleich gross. Die Beweglichkeit der Membran des isolierten runden Fensters ist etwa 4 mal grösser.

Wie Bezold bemerkt, ist die von ihm beobachtete Erscheinung, dass bei Druckschwankungen im äusseren Gehörgang die Auswärtsbewegung der Gehörknöchelchen einen grösseren Umfang als die Einwärtsbewegung hat, mit einer genauen Übertragung der Schallwellenbewegung schwer vereinbar und dürfte wohl in der Wirklichkeit nicht stattfinden. Es existiert nun in der That eine Vorrichtung im Ohr, welche diesem Mangel an Ineinandergreifen der einzelnen Teile am Lebenden abzuhelfen vermag, nämlich die inneren Muskeln des Ohres.

Diese sind der M. tensor tympani und der M. stapedius, von welchen jener hauptsächlich wenigstens vom N. trigeminus, dieser vom N. facialis innerviert ist. Der Tensor tympani zieht den Hammerstiel nach innen und drückt dadurch die Steigbügelplatte tiefer in das Labyrinth; gleichzeitig versetzt er den ganzen Bandapparat des Hammers in Spannung. Der Stapedius fixiert das hintere und untere Ende der Steigbügelplatte nach einwärts und zieht dessen oberes Ende nach auswärts. Hierdurch erfährt der lange Ambosfortsatz einen Druck nach aussen. Durch die gleichzeitige Wirkung der beiden Muskeln könnte also das richtige Ineinandergreifen der einzelnen Gehörknöchelchen gesichert werden, und HENSEN hat in der That gezeigt, dass sowohl der Tensor als der Stapedius bei Schalleinwirkung energisch zuckt. Vermutlich handelt es sich hier um Reflexe, welche durch die Gehörnerven selbst vermittelt werden.

Nach BEZOLD bringt die Durchschneidung der Tensorsehne eine mässige Vergrösserung in der Bewegung des gesamten Apparates hervor und zwar findet sich hier fast ausschliesslich die Auswärtsbewegung vergrössert, was mit den obigen Ausführungen über die Aufgabe des Tensors gut übereinstimmt.

3. Die Trommelhöhle und die Ohrtrompete. Die Aufgabe des mittleren Ohres, die Schwingungen der Luft auf das Labyrinth zu übertragen, wird natürlich um so genauer erfüllt, wenn jede Zufuhr von Schallwellen von anderen Seiten möglichst ausgeschlossen wird. Ferner darf die Trommelhöhle, wenn irgend möglich, keinen Eigenton haben, und endlich dürfen dort keine grösseren, und vor allem keine bleibenden Druckveränderungen stattfinden.

Diesen Anforderungen wird durch den Bau der Trommelhöhle, wie leicht ersichtlich, im grossen und ganzen Genüge gethan. Die Trommelhöhle ist auf einmal ziemlich klein und hat eine sehr unregelmässige Form — dadurch wird das Mittönen bei speziellen Tönen möglichst vermieden.

Der Druck innerhalb der Trommelhöhle wird durch die mit dem Schlund kommunicierende Ohrtrompete, die Tuba Eustachii, reguliert.

Normal ist diese Röhre wohl ziemlich luftdicht geschlossen. Der Verschluss wird indes sehr oft gelichtet, wie z. B. bei jedem Schlucken.

Hierdurch gleichen sich etwa vorhandene Druckschwankungen in der Trommelhöhle aus. Daher ist es bei dem Aufenthalt in sog. pneumatischen Kabinetten, wo der Luftdruck beträchtlich gesteigert ist, notwendig, sehr oft zu schlucken. Ausserdem wird die Tuba auch bei starker Inspiration und bei der Phonation, obwohl in geringerem Grade als bei dem Schlucken, geöffnet.

Die Tuba besitzt ein Flimmerepithel, welches etwa vorhandenen Schleim u. s. w. in der Richtung nach dem Schlund bewegt.

§ 3. Die Reizung des Gehörnerven.

Die Schwingungen der Steigbügelplatte werden auf die Perilymphe übertragen, und die Schwingungen der letzteren versetzen ihrerseits die Endolymphe in Schwingungen.

a. Die Resonatoren in der Schnecke.

Wie schon bemerkt (II, S. 135), führt uns die Klanganalyse zu der Annahme, dass sich im Ohr für die verschiedenen wahrnehmbaren Töne Resonatoren vorfinden.

Man könnte auch die Hypothese aufstellen, dass die Fasern der Gehörnerven selbst von der Endolymphe in Schwingungen versetzt werden, welche mit derjenigen des Zuleitungsapparates genau übereinstimmen.

Gegen diese Hypothese können indes mehrere Einwendungen geltend gemacht werden. Erstens haben wir in anderen Gebieten der Physiologie gar keine Analogie dazu, dass ein Nerv in molekulare Schwingungen von bis zu 40 000—50 000 pro Sekunde versetzt werden könne. Ferner giebt es einige Beobachtungen, die, wie es scheint, direkt für die Resonanzhypothese sprechen.

Unter Anwendung eines Instrumentariums, welches ihm erlaubt, die Tonhöhe von den tiefsten bis zu den höchsten Lagen ohne jede Unterbrechung zu verändern, hat Bezold gefunden, dass sich bei verschiedenen Individuen grössere oder kleinere Lücken in der Reihe der wahrnehmbaren Töne vorfinden. Einige zeigen Defekte sowohl an der oberen als an der unteren Grenze der Tonreihe, andere nur an der unteren, wieder andere nur an der oberen Grenze; auch kommen Lücken verschiedenen Umfanges innerhalb der Kontinuität der Tonskala vor.

Endlich wird die Resonanzhypothese aus folgender Beobachtung von Donders über die Ermüdung des Ohres mit grosser Wahrscheinlichkeit bestätigt. Wenn man von einem entfernten Zimmer aus mittelst zweier Telephone die Schwingungen einer Stimmgabel den beiden Ohren zuleitet, so wird der dabei empfundene Ton gerade in die Medianebene verlegt. Wird der Ton dagegen nur dem einen Ohr, aber genügend lange zugeführt, und werden dann die beiden Telephone angelegt, so hört man den Ton nicht mehr in der Medianebene, sondern nach der Seite des nicht-ermüdeten Ohres. Man hat also hier eine einfache Methode, um sich von der Ermüdung eines Ohres zu vergewissern. Wenn man nun das eine Ohr für einen Ton von z. B. 360 Schwingungen ermüdet und gleich nachher einen Ton von 365 Schwingungen den beiden Ohren zuführt, so zeigt das für den Ton von 360 Schwingungen ermüdete Ohr gar keine Spur von Ermüdung.

Nach diesem allen scheint die erste Hypothese die richtigere zu sein, und wir können uns also die Tonanalyse in folgender Weise vorstellen. Im inneren Ohr befinden sich eine grosse Zahl von Resonatoren, welche für verschiedene Töne gestimmt sind und erregt werden, wenn Schwingungen entsprechender Frequenz der Endolymphe zugeführt werden. Jeder dieser Resonatoren beeinflusst in irgend einer Weise eine Nervenfaser. Die solcher Art ausgelöste Erregung wird nach dem Gehirn fortgepflanzt und ruft dort, je nach dem erregten Nerven, die Wahrnehmung des einen oder anderen Tones hervor.

Die hier postulierte qualitative Verschiedenheit der durch die verschiedenen Nervenfasern des Gehörnerven ausgelösten Empfindungen bietet eine grosse Ähnlichkeit mit der Verschiedenheit der durch die Hautnerven ausgelösten Empfindungen dar, insofern diese sich durch ihre Lokalzeichen unterscheiden.

Damit diese Hypothese überhaupt möglich sei, ist es notwendig, zu untersuchen, inwiefern die als Resonatoren anzunehmenden Bildungen im inneren Ohr hinsichtlich ihrer Anzahl genügen, um die Unterscheidungsfähigkeit des Ohres für verschiedene Töne zu erklären.

Nur ausnahmsweise begegnet man einem Menschen, der nicht bestimmt angeben kann, welcher von zwei nacheinander angeschlagenen Tönen der höhere ist, vorausgesetzt, dass ihr Intervall genügend gross ist. Bei musikalisch begabten Individuen ist die Fähigkeit, Tondifferenzen zu unterscheiden eine sehr grosse. Nach Preyer können geübte Menschen in der Gegend von a′ bis c″ einen Unterschied von 0.3—0.5 Schwingung noch erkennen; bei tieferen und höheren Tönen ist indes die Unterscheidungsfähigkeit eine viel geringere, z. B. bei c^{V} kommen Irrtümer bis zu 100 und mehr Schwingungen vor. Ungeübte Personen unterscheiden zwischen c und c‴ nur eine Differenz von 8—16 Schwingungen. Bei sehr allmählichen Höhenänderungen können Differenzen bis zu einem ganzen Ton unbemerkt bleiben.

Nach einer Überschlagsrechnung von Helmholtz wären etwa 4200 Resonatoren für die sieben Oktaven der musikalischen Instrumente, d. h. 600 für jede Oktave, jedenfalls genügend, um die Unterscheidung kleiner Teile eines halben Tones, so weit eine solche möglich ist, zu erklären. Dazu würden noch 300 Resonatoren für die in der Musik nicht gebrauchten Töne nötig sein, also in allem 4500 Resonatoren.

Aber selbst wenn es sich herausstellen sollte, dass eine viel grössere Zahl als 4500 Tonstufen in der ganzen Scala unterscheidbar wäre, so läge, nach Helmholz, darin kein Hindernis für unsere Annahme. Denn wenn ein Ton angegeben wird, dessen Höhe zwischen der von zwei benachbarten Resonatoren liegt, so wird er beide in Mitschwingung versetzen, denjenigen aber stärker, dessen eigenem Tone er näher liegt.

Wie schon bemerkt, ist es ziemlich wahrscheinlich, dass die Bogengänge und die Otolithensäcke keine akustischen Funktionen haben, oder dass sie höchstens bei der Wahrnehmung von Geräuschen mitbeteiligt sind (vgl. II, S. 105). Dagegen spricht der ganze Bau der Nervenendigungen in der Schnecke dafür, dass wir hier das periphere Organ der Tonanalyse zu suchen haben.

Auf der Membrana basilaris (Fig. 63 *mb*) ruht das Corti'sche Organ. Dasselbe besteht aus einer sehr grossen Anzahl stäbchenförmiger Bildungen, den Corti'schen Pfeilern (*ic*, *äc*), welche in der ganzen Länge der Schnecke nebeneinander gestellt sind, und aus je zwei durch ein Gelenk unter einander verbundenen Teilen zusammengesetzt sind. Nach innen und aussen hin sind diese Pfeiler von eigentümlichen Epithelzellen umgeben, unter welchen einige, die äusseren (*äh*) und inneren (*ih*) Haarzellen, Haare tragen, welche frei in die Endolymphe herausragen. Diese Zellen stehen mit den Endigungen des Gehörnerven in Verbindung. Die Membrana basilaris ist an verschiedenen Stellen

der Schnecke verschieden breit und enthält Fasern, welche in querer Richtung durch die Schnecke gespannt sind. Sie sind in eine glashelle Schicht eingebettet.

Unter diesen Gebilden müssen sich die postulierten Resonatoren vorfinden, und ihre Zahl ist zu diesem Zwecke vollkommen genügend, denn nach G. Retzius enthält die Schnecke beim Menschen 5600 innere Pfeilerzellen, 3850 äussere Pfeilerzellen, 3500 innere Haarzellen, 12 000 äussere Haarzellen (in vier Reihen), sowie 24 000 Fasern in der Membrana basilaris.

Welche unter diesen Gebilden die Resonatoren darstellen, darüber können wir nur Vermutungen aussprechen. Ursprünglich schrieb Helmholtz den Corti'schen Pfeilern diese Funktion zu; später aber gab er diese Ansicht auf, weil die Vögel und Reptilien in ihrem Gehörorgan keine solchen haben. Nachdem dann Hensen die verschiedene Breite der Membrana basilaris in verschiedenen Teilen der Schnecke festgestellt hatte, suchte Helmholtz die Resonatoren in den verschiedenen Saiten der genannten Membran. Denn in einer Membran, wo die Spannung in der Längsrichtung klein ist gegen die Spannung in der Querrichtung, verhalten sich die Radiärfasern wie ein System von gespannten Saiten, deren membranöse Verbindung nur dazu

Figur 63. Das Corti'sche Organ des Menschen. Nach G. Retzius. *mc*, Membrana tectoria; *rb*, Nervenfasern des Ramulus basilaris; *siz*, Epithel des Sulcus spiralis internus; *mb*, Membrana basilaris; *liz*, Ligamentum spirale; *tb*, tympanale Belegschicht spir. Bindegewebszellen; *vs*, Vas spirale; *n 1*, innerer Zug spiraler Nervenfasern; *n 2*, spiraler Tunnelfaserzug; *n 3*, *n 4*, *n 5*, äussere Züge spiraler Nervenfasern; *is*, innere Stützzellen; *ih*, innere Haarzellenreihe; *ic*, innere Pfeilerzellen; *äc*, äussere Pfeilerzellen; *t*, Tunnelraum; *äh 1*, *äh 2*, *äh 3*, äussere Haarzellen; *dz*, Deiters'sche Zellen; *äs*, Hensen'sche Stützzellen; *sez*, Epithel des Sulcus spir. externus.

dient, dem Drucke der Flüssigkeit gegen diese Saiten eine Handhabe zu geben, und jede Saite wird daher unabhängig von den anderen ihre Schwingungen ausführen.

Es könnte endlich auch der Fall sein, dass den Haarzellen die Rolle übertragen wäre, als Resonatoren zu dienen. Kurz, wenn es sich auch nicht bestimmt erweisen lässt, welche Bildungen als Resonatoren dienen, so finden sich in der Schnecke jedenfalls solche, die dazu geeignet sind.

Dass im Gehörorgan Bildungen vorkommen, welche für verschiedene Töne gestimmt sind, hat HENSEN an Krustaceen direkt nachgewiesen. So lange man die Versuche nicht zu häufig wiederholte, reagierten die Tiere (Mysis) mit ihren an der Körperoberfläche befindlichen Hörhaaren auf jeden Schall sehr lebhaft, und zwar in der Weise, dass sich verschiedene Haare auf verschiedene Töne am stärksten bewegten. Dieses Verhalten scheint gar nicht anders zu deuten zu sein, als so, dass die Haare als abgestimmte Organe zu betrachten sind, denn die Unvollkommenheiten der Tonzuleitnng und des Toninstrumentes mussten alle Teile gleichmässig treffen.

HELMHOLTZ hat die physikalischen Eigenschaften der Resonatoren im Ohr näher erörtert. Wie schon bemerkt (II, S. 134), können schwingende Körper, welche wie elastische Körper von geringer Masse stark gedämpft sind, von Tönen, deren Schwingungszahl von derjenigen des mittönenden Körpers nicht unerheblich abweicht, dennoch zum Mittönen gebracht werden, während solche Körper, die eine grosse Masse haben und einmal angeschlagen noch lange tönen, nur bei solchen Tönen mittönen können, welche genau die gleiche Schwingungszahl haben. Im Ohr ist die Dämpfung, wie nach den anatomischeu Thatsachen zu erwarten ist, eine ziemlich grosse, wie am besten aus folgenden Beobachtungen hervorgeht. Bei einem Triller auf zwei Tönen von 8—10 Anschlägen in der Sekunde, wo also jeder Ton 4—5 mal in der Sekunde angeschlagen wird, ist der Triller noch ganz rein, und die Töne können jeder für sich gehört werden. Dies kann aber nur dann möglich sein, wenn die Resonatoren im Ohr ziemlich gut gedämpft sind.

Diese Dämpfung ist indes von der Tonhöhe abhängig, und zwar ist sie bei tieferen Tönen geringer, wie daraus hervorgeht, dass ein schneller Triller auf Tönen in der grossen und Kontraoktave, wegen der weniger scharfen Trennung der Töne, undeutlich wird.

Hierin finden wir einen weiteren Beweis für das Vorhandensein verschiedener Resonatoren im Ohr, denn wenn das ganze innere Ohr als ein einziges System schwingen würde, so müsste die Reinheit des Trillers doch von der absoluten Tonlage unabhängig sein.

Ein Resonator im Ohr, welcher für einen gewissen Ton gestimmt ist, tönt also am stärksten für diesen Ton mit, weniger stark für andere Töne.

In folgender Tabelle hat HELMHOLTZ unter gewissen Voraussetzungen die Intensität des Mittönens für Differenzen der Tonhöhe berechnet.

Differenz der Tonhöhe	Intensität des Mittönens
0.0	100
0.1	74
0.2	41
0.3	24
0.4	15
Halber Ton	10
0.6	7.2
0.7	5.4
0.8	4.2
0.9	3.3
Ganzer Ton	2.7

Auf Grund dieser Zahlen stellt sich HELMHOLTZ vor, dass das Mittönen bei der Differenz eines halben Tones noch gerade merklich sei.

Zur ferneren Charakteristik der Resonatoren sei noch erwähnt, dass nach MACH 4—5 Schwingungen notwendig sind, um einen Schall überhaupt als einen Ton zu erkennen, sowie dass nach EXNER etwa 17 Schwingungen genügen, einen von zwei bestimmten Tönen von 128, bezw. 64 Schwingungen zu unterscheiden.

Übrigens wird die Höhe eines Tones nicht ausschliesslich durch den Vergleich mit einem anderen gegebenen wahrgenommen, denn die allermeisten Menschen können entscheiden, ob ein gerade vorhandener Ton ein tiefer oder ein hoher ist. Die Erregungen der verschiedenen Nervenfasern des Acusticus vermitteln also gewissermassen auch absolute Werte der Tonwahrnehmungen. Jedoch ist das betreffende Vermögen im allgemeinen nur sehr wenig ausgebildet. Es finden sich aber Menschen, welche, ohne dass irgend welcher Vergleichston (Stimmgabel) angegeben wird, dennoch mit einer ausgezeichneten Genauigkeit die absolute Höhe eines Tones angeben können. Man nennt diese Fähigkeit das absolute Gehör.

Das relative Gehör[1]) kann sehr fein ausgebildet sein, ohne dass das betreffende Individuum darum ein absolutes Gehör besitzt, woraus hervorzugehen scheint, dass das absolute Gehör gewissermassen als angeboren zu betrachten ist. Dafür spricht auch die Beobachtung, dass man bei solchen Menschen schon im Alter von nur 5 Jahren das absolute Gehör beobachtet hat.

Es zeigt sich ferner, dass die Klangfarbe des Tones für das absolute Gehör von Bedeutung ist, dass viele Menschen die absolute Höhe eines Tones nur bei gewissen musikalischen Instrumenten unterscheiden können. Die Bestimmung der absoluten Tonhöhe wird ferner bei einer mittleren Tonlage leichter und sicherer als bei einer sehr hohen oder sehr tiefen; dies hängt unzweifelhaft damit zusammen, dass auch das relative Gehör bei den Extremen der musikalisch anwendbaren Tonhöhen unvollkommener als bei einer mittleren Tonlage ist (v. KRIES).

b. Einwendungen gegen die Resonanztheorie.

Die hier dargestellte Theorie von HELMHOLTZ schmiegt sich an die bis jetzt erwähnten Thatsachen ausserordentlich gut an. Es finden sich aber verschiedene Umstände, welche der Theorie Schwierigkeiten machen und daher hier nicht ganz unerörtert bleiben können.

1. Die Phasenverschiebung. Die HELMHOLTZ'sche Theorie setzt voraus, dass jeder dem Ohr zugeführte Klang durch die Ohrenresonatoren in einfache Sinusschwingungen zerlegt wird und dass also die Empfindung, welche von zweien oder mehreren gleichzeitig klingenden Tönen hervorgerufen wird, ganz unabhängig von der Phasenverschiebung sein muss. Nach R. KOENIG ist dies aber nicht der Fall. Eine eingehende Untersuchung von HERMANN hat indes gezeigt, dass die Phasenverschiebung für die Klangwahrnehmung gar keine Bedeutung hat, denn die Klangfarbe wird weder durch die zeitliche Umkehrung des akustischen Vorganges, noch durch die Umkehrung in Bezug auf die Bewegungsrichtung in irgend welcher Weise verändert.

2. Die Schwebungen. Eine andere Schwierigkeit liegt in dem Auftreten von Schwebungen. Wenn zwei Töne gleichzeitig klingen, deren Schwingungszahlen nicht zu viel differieren, so entstehen Schwebungen durch die Interferenz. Wenn z. B. der

---

[1]) Als relatives Gehör bezeichnen wir das Vermögen durch Vergleich eines Tones mit einem anderen gegebenen die Höhe eines Tones anzugeben.

Unterschied der Schwingungszahlen pro 1 Sekunde 1 Schwingung beträgt und anfangs die Schwingungen der beiden Töne genau gleichzeitig sind, so müssen die des tieferen Tones allmählich nach denen des höheren kommen, und nach einer halben Sekunde entspricht einem Wellenberg bei dem einen Ton ein Wellenthal bei dem anderen; nach noch einer halben Sekunde wird die ursprüngliche Lage wieder erreicht. Und im allgemeinen, wenn n die Schwingungszahl des einen Tones und $n + 1$ die des anderen Tones in derselben Zeit t ist, so wird die Tonstärke zu den Zeiten $o, t, 2t, 3t, 4t$ u. s. w. verstärkt und zu den Zeiten $^1/_2 t$, $1^1/_2 t$, $2^1/_2 t$ u. s. w. geschwächt. Die Zahl der Schwebungen in der Sekunde ist immer gleich der Differenz der Schwingungszahlen der beiden Töne. Hierdurch wird der Toneindruck seiner Intensität nach unaufhörlich schwankend, was, ganz wie ein flatterndes Licht, einen sehr unangenehmen Gefühlston hat.

Die Deutlichkeit, mit welcher die Schwebungen erscheinen, und die dadurch bedingte Rauhigkeit des Zusammenklanges ist abhängig sowohl von dem absoluten Unterschied der Schwingungszahlen, als auch von dem Intervall der beiden Töne. Unter Intervallen, welche die gleiche Anzahl von Schwebungen geben, sind die tieferen immer mehr frei von Rauhigkeit, während auf der anderen Seite bei gleich grossen Tonstufen die Schwebungen in den hohen Lagen wegen wachsender Anzahl immer undeutlicher werden. Die Schwebungen eines halben Tones erhalten sich bis zur oberen Grenze der viergestrichenen Oktave deutlich; die eines ganzen Tones, welche in tiefer Lage sehr deutlich und kräftig sind, werden an der oberen Grenze der dreigestrichenen Oktave kaum noch hörbar. Die grosse und kleine Terz dagegen, welche in der Mitte der musikalischen Tonreihe als Konsonanzen betrachtet werden dürfen, klingen in den tieferen Oktaven sehr rauh und geben deutliche Schwebungen.

Die Schwebungen sind natürlich subjektiven Ursprungs und werden von Helmholtz in folgender Weise erklärt. Schwebungen können nur dann bestehen, wenn zwei Töne angegeben werden, welche einander nahe genug liegen, um dieselben Resonatoren im Ohr gleichzeitig in Mittönen zu versetzen. Wenn das Intervall der beiden Töne gross ist, so tönen die von ihnen gemeinsam erregten Resonatoren zu schwach mit, um eine Empfindung der Intensitätsvariationen hervorzurufen, daher entstehen deutliche Schwebungen im allgemeinen nur unter den oben angegebenen Verhältnissen.

Auch die Schwebungen lassen sich also ohne besondere Schwierigkeit aus dem Gesichtspunkte der Helmholtz'schen Theorie erklären.

3. Die Kombinationstöne. Beträchtlich schwieriger ist es, die Kombinationstöne mit der betreffenden Hypothese in Einklang zu bringen.

Wenn zwei Töne von verschiedener und nicht zu nahe liegender Höhe gleichzeitig angegeben werden, hört man, wie dies zuerst von Sorge (1740) und Tartini beobachtet wurde, einen wirklichen Ton, dessen Schwingungszahl die Differenz der Schwingungszahlen der beiden Töne ist. Beim Zusammenklingen des Grundtons und der Quinte (Verhältniszahl 2 : 3) hört man also die tiefere Oktave des Grundtones, bei dem Grundton und der Quarte (Verhältniszahl 3 : 4) die tiefere Duodecime des Grundtones u. s. w. Unter Umständen wird ausserdem ein Ton wahrgenommen, dessen Schwingungszahl gleich der Summe der beiden Töne ist (Helmholtz). Man fasst diese Differenz- und Summationstöne als Kombinationstöne zusammen.

Lagrange und Young erklärten die Differenztöne als eine Art von Schwebungen und fassten sie daher als subjektive Interferenzerscheinungen auf. Wenn diese Deutung richtig wäre, so stellten die Differenztöne einen absoluten Widerspruch gegen die Resonanztheorie dar, denn dann hätten ja die betreffenden Töne keine objektive Existenz und könnten also auch nicht die im Ohr postulierten Resonatoren erregen. Und die Summationstöne machten der betreffenden Theorie noch grössere Schwierigkeiten.

Dies entging Helmholtz nicht, und er versuchte daher nachzuweisen, dass die Kombinationstöne eine objektive Existenz hatten. Wenn nämlich irgendwo die Schwingungen der Luft oder eines anderen elastischen Körpers, der von beiden primären Tönen gleichzeitig in Bewegung gesetzt wird, so heftig werden, dass die Schwingungen nicht mehr

als unendlich klein aufgefasst werden können, so müssen nach HELMHOLTZ solche Schwingungen des Körpers entstehen, deren Tonhöhe den Kombinationstönen entspricht. Bei der näheren Entwicklung dieser Anschauung kommt HELMHOLTZ zu dem Resultat, dass die Kombinationstöne wesentlich in den schallleitenden Teilen des Ohres entstehen. Namentlich sind es das Trommelfell und die Gehörknöchelchen, in denen die Schwingungen hinreichend kräftig zusammenwirken, um Kombinationstöne zu erzeugen: die diesen Tönen entsprechenden Schwingungen werden also in diesen Teilen des Ohres wirklich objektiv bestehen, ohne im Luftraum objektiv vorzukommen. Bei dieser Auffassuug wird eine unsymmetrische Elasticität des angesprochenen Körpers (des Trommelfells und des Hammer-Ambosgelenkes) vorausgesetzt.

Dem gegenüber bemerkten andere Autoren, dass die Differenztöne auch bei sehr mässigen Intensitäten der primären Töne, z. B. bei verklingenden Stimmgabeltönen, sehr deutlich auftreten, und es ist, wie HERMANN bemerkt, diese Thatsache an und für sich genügend, um die HELMHOLTZ'sche Theorie der Kombinationstöne zu widerlegen.

Auf Grund dieser und anderer Umstände schien es, als ob nichts anderes übrig bliebe, als zu der alten Ableitung der Differenztöne aus Schwebungen zurückzukehren und also dem Ohre die Eigenschaft zuzuschreiben, jede Art von Periodik innerhalb gewisser Frequenzgrenzen mit einer Tonempfindung zu beantworten (R. KOENIG). Da es aber bis jetzt nicht gelungen ist, durch die Kombinationstöne einen Resonator zu erregen, wäre man ausserdem genötigt, die ganze Resonanzhypothese aufzugeben.

Sich dazu zu entschliessen, ist aber, angesichts der übrigen die Tonanalyse betreffenden Thatsachen, sehr schwierig. Denn, wie HERMANN bemerkt, können ja schon beim Zusammenklingen eines Tones mit seiner Oktave, wenn letztere eine hinreichend grosse Amplitude hat, Durchgänge und Gipfel der Kurve entstehen, deren Zeitabstand mit dem Amplituden- und Phasenverhältnis wechselt, und welche also zu einem wahren Gewirr von Tönen Anlass geben müssten.

4. Erweiterung der Resonanztheorie. Es fragt sich daher nun, inwiefern die betreffende Hypothese nicht in der Weise ergänzt werden kann, dass sie auch mit den Kombinationstönen und anderen, nur subjektiv entstehenden Tonempfindungen fertig werden könnte.

HERMANN hat in dieser Hinsicht folgende Anschauung entwickelt. Um dieselbe verstehen zu können, müssen wir aber noch einige bisher nicht erörterte Tonempfindungen kurz besprechen. Wenn ein einfacher Ton n-mal in der Sekunde intermittiert, so wird ein Ton von der Höhe n gehört; diese Intermittenztöne sind natürlich den schon erwähnten Differenztönen nahe verwandt. Wenn zwei gleichstarke einfache Töne, von m und n Schwingungen interferieren, so stellt die daraus entstehende Schwebungkurve eine Reihe von Schwingungen dar, in welchen die Gleichgewichtslage in genau gleichen Intervallen durchlaufen wird, obwohl die Bewegung keine genau pendelartige ist und die Gipfel nicht genau in der Mitte zwischen zwei Durchgängen stehen. Hierdurch wird ein selbständiger Ton hervorgebracht, welchen HERMANN als Mittelton bezeichnet, weil seine Schwingungszahl das arithmetische Mittel derjenigen der beiden Töne ist. Diese Mitteltöne sind nur in einigen wenigen Fällen hörbar, dürften aber, trotz ihrer übrigens nur geringen Abweichung von der einfachen Sinusform einen entsprechenden Resonator in der Schnecke zum Mittönen bringen können.

Nun stellt sich HERMANN vor, dass jeder Resonator nicht unmittelbar auf seine Acusticusfaser wirkt, sondern nur durch Vermittlung einer Nervenzelle,

welche durch jede ganze Schwingung einmal erregt wird. Eine solche Nervenzelle wird durch diese Erregungen sich eine Eigenperiode von entsprechendem Betrage angewöhnen müssen und demnach auch auf jeden rhythmischen Reiz von dieser Eigenfrequenz unverhältnismässig stärker als auf jeden anderen reagieren, sie wird für diese Frequenz eine elektive Erregbarkeit besitzen. Nun braucht nur noch angenommen zu werden, dass diese „Zählzellen", wie HERMANN sie nennt, durch ein Nervennetz untereinander und also mit allen Resonatoren in Verbindung stehen. Der Ton von n Schwingungen wird also, mag er isoliert oder als Partialton eines Klanges einwirken, nur den Resonator von n Schwingungen und dessen Zählzelle und Hörnervenfaser erregen; denn obwohl die Erregung auch allen übrigen Zählzellen zugeleitet wird, reagieren dieselben nicht. Wenn aber der Ton von n Schwingungen $(n-x)$ mal in der Sekunde intermittiert, so wird er ausser dem Resonator und den Zählzellen von n Schwingungen auch die Zählzelle von $(n-x)$ Schwingungen erregen, und es wird der Intermittenzton von $(n-x)$ Schwingungen gehört werden, gerade so, als wenn dessen eigener Resonator angesprochen würde. Die Differenztöne entstehen dadurch, dass stets ausser den Resonatoren der beiden primären Töne ein zwischen ihnen liegender Resonator (des Mitteltones) mit wechselnder Amplitude und Phase angesprochen wird, wodurch die der Frequenz dieser Wechsel entsprechende Zählzelle in Funktion tritt.

Auch die gewöhnlichen Schwebungen, welche zu langsam sind, um zu einem Tone zu verschmelzen, erklären sich sehr einfach: jedesmal wird wieder der Resonator eines Mitteltones mit wechselnder Phase und Amplitude angesprochen werden müssen; diese Periodik wird aber, wenn sie langsam genug ist, ohne weiteres wie jede periodische Erregung eines Sinnesorgans vom Bewusstsein empfunden werden.

§ 4. Konsonanz und Dissonanz.

Die oben (S. 129) hervorgehobene Beziehung der ganzen Zahlen zu den musikalischen Konsonanzen, welche von jeher als ein wunderbares und bedeutsames Geheimnis erschien, ist durch die Untersuchungen von HELMHOLTZ dem Verständnis nahe gerückt worden.

Die Ausführungen im § 1, c haben gezeigt, dass, mit nur wenigen Ausnahmen, unsere musikalischen Instrumente, welcher Art sie auch sind, nicht einfache Töne, sondern Klänge entsenden, in welchen nebst dem Grundton mehr oder weniger zahlreiche Obertöne von verschiedener Stärke enthalten sind.

In der folgenden Tabelle sind die relativen Schwingungszahlen der verschiedenen Töne der musikalischen Skala wie diejenigen der zugehörigen harmonischen Obertöne übersichtlich zusammengestellt. Die erste Zahlenreihe bezieht sich auf die ersten zehn Obertöne des tieferen Tones, die zweite auf die Obertöne des anderen gleichzeitig klingenden höheren Tones.

Intervall	Obertöne																		
Grundton: Oktave 1:2	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10
			2				4				6				8				10
Grundton: Quinte 2:3	2		4		6		8		10		12		14		16		18		20
		3			6			9			12			15			18		

Intervall	Obertöne
Grundton: Quarte 3 : 4	3 · 6 · 9 · 12 · 15 · 18 · 21 · 24 · 27 · 30 4 8 12 16 20 24 28
Grundton: grosse Terz 4 : 5	4 · 8 · 12 · 16 · 20 · 24 · 28 · 32 · 36 · 40 5 10 15 20 25 30 35 40
Grundton: kleine Terz 5 : 6	5 · 10 · 15 · 20 · 25 · 30 · 35 · 40 · 45 · 50 6 12 24 30 36 42 48
Grundton: grosse Sexte 3 : 5	3 · 6 · 9 · 12 · 15 · 18 · 21 · 24 · 27 · 30 5 10 15 20 25 30
Grundton: Sekunde 8 : 9	8 · 16 · 24 · 32 · 40 · 48 · 56 · 64 · 72 · 80 9 18 27 36 45 54 63 72
Grundton: Septime 8 : 15	8 · 16 · 24 · 32 · 40 · 48 · 56 · 64 · 72 · 80 15 30 45 60 75 90

Aus dieser Zusammenstellung ist ersichtlich, dass *je reiner die Konsonanz zweier Töne ist, um so zahlreicher sind die Obertöne, welche miteinander zusammenfallen, und um so höher liegen die Obertöne, welche eine verschiedene Schwingungszahl haben und also Schwebungen veranlassen können.*

Die *Oktave* ist nichts anderes als eine Wiederholung des Grundtones; bei der Oktave kommt gar kein musikalisches Element, das nicht schon im Grundton vorhanden war, hinzu.

Bei der *Quinte* sind die geraden Obertöne (2, 4, u. s. w.) genau mit den des Grundtones übereinstimmend; bei der *Quarte* nur der 3., 6. u. s. w. Oberton. Die Obertöne der *grossen* bezw. *kleinen Terz*, welche mit denjenigen des Grundtones übereinstimmen, sind der 4., 8., 12., während bei der *grossen Sexte* der 3., 6. u. s. w. Oberton mit entsprechenden Obertönen des Grundtones zusammenfallen.

Dagegen zeigt sich das Zusammenfallen zweier Obertöne bei der *Sekunde* und bei der *Septime* nur bei dem 8. Oberton.

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, dass die *am meisten konsonanten Töne die grösste Zahl von identischen Obertönen besitzen.* Je vollkommener die Konsonanz ist, um so vollständiger werden also in dem höheren Ton die Elemente des Grundtones wiederholt.

Wenn zwei musikalische Klänge gleichzeitig tönen, so entstehen natürlich Schwebungen nicht allein zwischen den Grundtönen, sondern auch zwischen den Obertönen. Und gleich wie die Schwebungen zweier benachbarter einfacher Töne unangenehm empfunden werden, so ist dies auch mit den Schwebungen zwischen den Obertönen der Fall, wenn sie genügend stark hervortreten. *Nach* Helmholtz *stellen die Schwebungen zwischen den Obertönen die wesentliche Ursache der musikalischen Dissonanz dar.*

Schon ein Blick auf die Tabelle über die Obertöne ergiebt, dass die mehr konsonanten Intervalle weniger Gelegenheit zu Schwebungen geben müssen, als die dissonanteren. Da aber die durch die Schwebungen bewirkten Störungen des Zusammenklanges von der absoluten Tonlage wesentlich abhängen, folgt, dass *der Grad der Konsonanz verschiedener Intervalle bei verschiedener absoluter Tonhöhe etwas verschieden sein muss.* So ist z. B. bei der grossen Sexte und grossen Terz die Störung des Wohlklanges in tiefen Lagen schon sehr merklich, in hohen Lagen verschwindet sie, weil die Schwebungen durch ihre grosse Zahl verschwinden. Die kleine Terz und kleine Sexte sind in tiefen Lagen noch weniger anwendbar als die vorigen.

Tiefer auf die sich hieran schliessenden Fragen einzugehen, gehört nicht zu der Aufgabe dieses Lehrbuches.

Litteratur. H. Helmholtz, Die Lehre von den Tonempfindungen als physiologische Grundlage für die Theorie der Musik. Vierte Auflage. Braunschweig 1877. — F. Bezold, Die Funktionsprüfung des Ohres. Wiesbaden 1897. — L. Hermann, Archiv für die ges. Physiologie, Bd. 56; 1894.

Zweiter Abschnitt.

Physiologie der Stimme und der Sprache.

Die Physiologie der Stimme und der Sprache umfasst ein so weites Gebiet, dass eine eingehende Darstellung derselben die für dieses Buch einzuhaltenden Grenzen weit überschreiten würde. Ich werde daher nur das Allerwichtigste hier zusammenstellen und bemerke ausdrücklich, dass diese Zusammenstellung nur als eine kurze orientierende Übersicht aufzufassen ist.

Der oberste Teil der Luftröhre, der Kehlkopf, ist in einer eigentümlichen Weise umgebildet, um zur Erzeugung der Stimme dienen zu können.

Die wichtigsten Teile des Kehlkopfes sind die Stimmbänder, deren Lage und Spannung durch die Thätigkeit der Kehlkopfmuskeln vielfach variiert werdeu können. Die Öffnung zwischen den Stimmbändern heisst die Stimmritze (Glottis).

Die Stimmbänder stellen elastische Zungen dar, welche, ganz wie andere dergleichen Apparate, in tönende Schwingungen versetzt werden können. Sie werden durch die aus den Lungen durch die Luftröhre strömende Luft angeblasen. Dabei werden die Höhe und auch die sonstige Beschaffenheit des von ihnen erzeugten Tones durch Variationen ihrer Spannung und ihres Schwingungsmodus verändert, welche ihrerseits von den Muskeln des Kehlkopfes hervorgerufen werden. Wir haben daher in erster Linie die Wirkungen dieser Muskeln näher zu untersuchen.

§ 1. Die Wirkungen der Kehlkopfmuskeln.

Da die wahren Stimmbänder einerseits an dem Winkel des Schildknorpels, andererseits an den Stimmfortsätzen der Giessbeckenknorpel befestigt sind, muss jede Muskelthätigkeit, welche auf die Lage und die Spannung der Stimmbänder einwirken soll, den Abstand zwischen dem Schildknorpel und den Giessbeckenknorpeln, sowie zwischen den letzteren gegenseitig in der einen oder anderen Weise verändern.

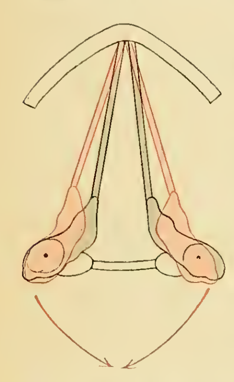
Die Giessbeckenknorpel sind aber am Ringknorpel befestigt, und jede Bewegung des letzteren ruft eine Lageveränderung bei den ersteren hervor; der Abstand zwischen dem Schildknorpel und den Giessbeckenknorpeln wird daher auch durch die Bewegungen des Ringknorpels beeinflusst.

Betreffend die Gelenke zwischen den verschiedenen Kehlkopfknorpeln sei nur bemerkt, dass die Artikulation der Giessbeckenknorpel gegen den Ringknorpel sehr zahlreiche Bewegungen gestattet, welche sich nur mit Zwang auf bestimmte Axen zurückführen lassen und teilweise mit aller Entschiedenheit den Charakter von Rutschbewegungen tragen (G. H. Meyer).

Die Wirkungen der einzelnen Kehlkopfmuskeln lassen sich etwa in der folgenden Weise zusammenfassen.

Die Kontraktion des M. crico-thyreoideus steigert die Spannung der Stimmbänder, denn dieser Muskel dreht den Ringknorpel gegen den Schildknorpel um eine durch die Gelenke zwischen den kleinen (unteren) Schildknorpelhörnern und dem Ringknorpel gehende Axe. Hierbei führt die Platte des Ringknorpels nebst den damit verbundenen Giessbeckenknorpeln eine Bewegung nach unten und rückwärts aus, infolgedessen natürlich die Stimmbänder gespannt werden müssen. Durch Ligamente werden die Giessbeckenknorpel daran verhindert, nach vorn umzukippen.

Früher stellte man sich allgemein vor, dass der betreffende Muskel den Schildknorpel gegen den vorderen Teil des Ringknorpels zöge, was ja in Bezug auf die Spannung der Stimmbänder dasselbe leistet, als wenn der Ringknorpel gegen den Schildknorpel bewegt wird. Die hier dargestellte Auffassung stützt sich auf die Untersuchungen von Jelenffy, Hooper, Neuman u. a.



Figur 64. Schematische Darstellung der Wirkung des M. crico-arythenoideus post. Nach Testut. Die rote Farbe bezeichnet die Stellung der Stimmbänder und der Giessbeckenknorpel, wenn die betreffenden Muskeln thätig sind.

Die Stimmritze wird dadurch erweitert, dass die Proc. vocales der Giessbeckenknorpel voneinander entfernt werden. Dies geschieht hauptsächlich durch die Kontraktion des an dem Ringknorpel entspringenden und am Proc. muscularis des Giessbeckenknorpels befestigten M. crico-arythenoideus post., dessen Wirkung aus dem Schema (Fig. 64) ersichtlich ist. Durch seine nach rückwärts ziehende Komponente trägt dieser Muskel bei Anspannung der Stimmbänder dazu bei, den Giessbeckenknorpel gegen die Kräfte, welche streben, ihn nach vorne zu ziehen, in der richtigen Lage zu behalten (Neuman).

In seiner abducierenden Wirkung wird der M. crico-arythenoideus von den nahezu von unten nach oben verlaufenden Fasern des M. crico-arythenoideus lat. unterstützt, welche den Giessbeckenknorpel längs der schief nach aussen und unten gerichteten Gelenkfläche gleiten lassen (Rühlmann).

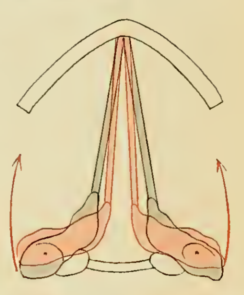
Der Hauptsache nach ist aber der M. crico-arythenoideus lat. ein Adduktor der Stimmbänder, wie aus dem Schema ersichtlich ist (Fig. 65). Dieselbe Wirkung hat auch der über diesem Muskel liegende M. thyreo-arythenoideus ext.

Zwischen diesen beiden Adduktoren findet sich indes folgender bemerkenswerter Unterschied, auf welchen G. H. Meyer die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Der M. crico-

arythenoideus lat. zieht den Proc. muscularis des Giessbeckenknorpels hinab und hebt dadurch den Proc. vocalis höher, während der M. thyreo-arythenoideus ext. dagegen den Mittelpunkt seines Ansatzes am Giessbeckenknorpel und damit auch den Proc. vocalis nach unten zieht. Infolge dessen müssen die Stimmbänder namentlich in ihren hinteren Teilen bei geschlossener Stimmritze im ersten Falle höher, im zweiten Falle tiefer liegen als in ihrer Ruhelage; also steigt die Stimmritze im ersten Falle nach hinten aufwärts, im zweiten nach hinten abwärts. Dadurch wird wiederum die Gestalt des keilförmigen Hohlraumes zwischen den beiden Stimmbändern verschieden gebildet. Für die tiefere Stellung muss geringere Höhe und schroffere Konvergenz der Stimmbänder zu erkennen sein, für die höhere Stellung dagegen grössere Höhe und allmählichere Konvergenz der Stimmbänder. Dadurch wird endlich eine Verschiedenheit in dem Charakter des Luftstromes während dessen Durchtritt durch die Stimmritze hervorgebracht.

Sämtliche Adduktoren sowie der Abduktor, da ja auch sein Zug wesentlich nach unten gerichtet ist, drücken die Giessbeckenknorpel gegen den Ringknorpel.

Durch die erwähnten Muskeln wird der vor den Giessbeckenknorpeln liegende Theil der Glottis geschlossen. Der Abschluss des hinteren Teiles der Glottis wird nach G. H. Meyer dadurch zuwege gebracht, dass sich die ganzen vorderen Ränder der Giessbeckenknorpel bis zu ihrer Spitze aneinander legen. Der offene Raum zwischen den Giessbeckenknorpeln wird solcherart in ein vollständig in sich abgeschlossenes Divertikel verwandelt, welches nur an seiner Basis eine offene Verbindung mit der Trachea hat. Durch die Thätigkeit des M. arythenoideus transv. wird der Erweiterung dieses Divertikels durch den Seitendruck der Luftmasse in der Trachea vorgebeugt. Das Sprengen des Verschlusses des Divertikels wird wiederum durch den Widerstand vermieden, welchen der M. thyreo-arythenoideus durch seine Kontraktion gewährt und durch denjenigen Teil der Wirkung des M. arythenoideus transv., welcher die beiden Giessbeckenknorpel einander nähert. Ausserdem teilt der letzterwähnte Muskel den Knorpeln eine rotierende Bewegung um eine senkrechte Axe mit, durch welche die Proc. vocales voneinander entfernt werden und die Stimmritze also geöffnet wird. Es stellt sich also zwischen dem M. thyreo-arythenoideus und dem M. arythenoideus transversus derselbe Antagonismus dar, welcher oben für die beiden MM. crico-arythenoidei erwähnt worden ist (G. H. Meyer).



Figur 65. Schematische Darstellung der Wirkung des M. crico-arythenoideus lat. Nach Testut. Die rote Farbe bezeichnet die Stellung der Stimmbänder und der Giessbeckenknorpel, wenn die betreffenden Muskeln thätig sind.

Der von mehreren Autoren als dem M. thyreo-arythenoideus angehörig aufgefasste M. vocalis oder thyreo-arythenoideus int., welcher das Stimmband fast vollständig ausfüllt und von dem Winkel des Schildknorpels ausgehend sich an dem Giessbeckenknorpel befestigt, ist in erster Linie ein Erschlaffer des Stimmbandes, indem er dessen beide Endpunkte einander nähert. Eine viel wichtigere Aufgabe dieses Muskels ist aber die, der

ganzen Masse des Stimmbandes eine für die Ansprache günstige Stellung und Form, sowie die nötige innere Spannung und Festigkeit zu verleihen (Grützner).

Mit Ausnahme des M. crico-thyreoideus, der von dem N. laryngeus sup. innerviert wird, erhalten die Muskeln des Kehlkopfes sämtlich ihre Nerven durch den N. recurrens.

§ 2. Die Stimmbildung.

Die Bildung eines Tones im Kehlkopf setzt voraus, dass die Stimmritze geschlossen ist und die Stimmbänder genügend gespannt sind. Wenn dann Luft von den Lungen unter einem zureichenden Druck herausgetrieben wird, so dringt sie durch die Stimmritze hindurch und versetzt zu gleicher Zeit die Stimmbänder in tönende Schwingungen.

Der hierzu notwendige Druck beträgt nach J. Müller's Versuchen am ausgeschnittenen Kehlkopf bei tiefen Tönen (piano) etwa 13—26, bei hohen Tönen (fortissimo) etwa 80—135 mm Wasser. An Individuen, welche wegen irgend einer Krankheit eine Trachealfistel trugen, haben Cagniard-Latour und Grützner mittelst eines mit der Trachealkanüle verbundenen Manometers den in der Trachea bei der Tonbildung stattfindenden Druck bestimmt und dabei beträchtlich höhere Werte als die soeben mitgeteilten beobachtet, nämlich bei einem Ton mittlerer Höhe und Stärke 140—240 mm Wasser und bei lautem Rufen bis zu 945 mm Wasser.

Die Kräfte, welche diesen Druck erzeugen, werden durch die Exspirationsmuskeln, also vor allem durch die Bauchmuskeln, geliefert. Es wird angegeben, dass gute Sänger nur die Thoraxexspiration wirken lassen.

Die Höhe eines durch Anblasen einer Zunge erzeugten Tones ist nicht allein von der Masse und Spannung der Zunge, sondern auch von der Stärke des Anblasens abhängig, und zwar nimmt die Tonhöhe, unter sonst gleichen Umständen, mit der Stärke des Anblasens zu. Daher gelingt es nur schwer, einen gesungenen Ton allmählich anschwellen zu lassen, ohne seine Höhe gleichzeitig zu verändern. Dies kann nur dadurch erzielt werden, dass wir die Wirkungen des veränderten Druckes durch entsprechende Variationen in der Spannung der Stimmbänder kompensieren.

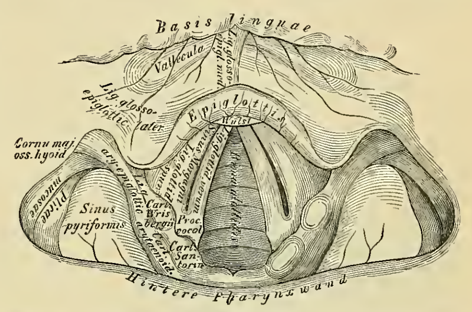
Experimentelle Untersuchungen über diesen Gegenstand haben ergeben, dass keine Stimme auf die Dauer den Ton genau halten kann, sowie dass auch bei den besten Sängern ein Fehler von $\pm$ 0.357 — 1.54 Schwingungen auf 100 in den mittleren Stimmlagen vorkommt (Hensen und Klünder), was als eine sehr grosse Genauigkeit aufgefasst werden muss, wenn wir daran denken, dass der Fehler bei mittlerer Tonlage (c′, 256 Schwingungen) nur etwa 4 Schwingungen (= nur etwa $^1/_8$ Ton) beträgt.

Der im Kehlkopf erzeugte Ton wird durch das Ansatzrohr — Schlund, Mund, Nasenhöhlen und die Nebenhöhlen der letzteren — in Bezug auf seine Klangfarbe, nicht aber hinsichtlich seiner Höhe vielfach modificiert, und die Aufgabe des Gesangunterrichtes liegt — neben der Übung in regelrechtem Atemholen — wesentlich darin, diejenigen Stellungen dieser Höhlen einzuüben, bei welchen die Stimme am schönsten klingt.

§ 3. Die Stimmregister.

Unsere Kenntnisse von dem Verhalten der Stimmbänder u. s. w. bei der Tonbildung im Kehlkopf stützten sich wesentlich auf Beobachtungen an ausgeschnittenen Präparaten, bis die Erfindung des Kehlkopfspiegels durch Garcia (1855) der Physiologie und der Pathologie ein Mittel in die Hand gab, durch welches das Studium der Verrichtungen des Kehlkopfes in eine ganz neue Epoche eintrat.

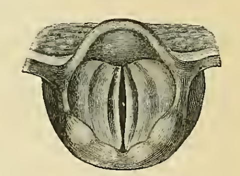
Der Kehlkopfspiegel (Laryngoskop) ist ein ganz einfaches Instrument. Ein vor das Auge des Beobachters gehaltener, mit einem Loch versehener Hohlspiegel empfängt Licht von einer Lampe und reflektiert dieses Licht auf einen in den Schlund gehaltenen planen Spiegel. Dieser beleuchtet dann das Innere des Kehlkopfes, welches in diesem Spiegel sich abbildet und also von dem Beobachter wahrgenommen werden kann.



Figur 66. Das laryngoskopische Bild des menschlichen Kehlkopfes beim ruhigen Einatmen in doppelter Grösse. Nach Heitzmann.

In Figur 66 ist das laryngoskopische Bild bei ruhiger Atmung, und in Figur 67 beim Stimmgeben dargestellt.

Als verschiedene Register der Stimme unterscheidet man vor allem die Bruststimme und die Fistel- oder Kopfstimme. Die erstere ist voller und klangreicher d. h. reicher an tieferen Obertönen, als die Fistelstimme; sie strengt auch weniger an, und der Ton kann ohne Atemholen länger ausgehalten werden. Die Tonlage der Bruststimme ist tiefer als die der Fistelstimme; in einem gewissen Bereich der Tonreihe können jedoch von einem und demselben Individuum die Töne sowohl mit der Brust- als mit der Fistelstimme angegeben werden.



Figur 67. Tönender Kehlkopf, Bruststimme. Nach Mandl.

Über die Ursache der verschiedenen Register hat uns der Kehlkopfspiegel folgende Aufschlüsse gegeben (Oertel, Koschlakoff, Réthi).

Bei der Bruststimme beobachtet man ausgiebige Exkursionen der Stimmbänder, die sich sichtbar bis auf die äusseren Partien derselben hinaus erstrecken. Die Glottis bildet einen langelliptischen und haarfeinen Spalt, und sämtliche Schliesser und Spanner der Stimmritze kontrahieren sich. Durch die MM. cricoarythenoideus lat., thyreo-arythenoideus ext. und int. werden die gesamten Massen der Stimmbänder nach der Mitte hineingedrängt, und es entstehen relativ dicke und breite Stimmlappen. Wegen der starken Verengerung der Stimmritze kann die Luft aus der Trachea nur langsam hinausströmen, und infolgedessen ist es möglich, den Ton lange auszuhalten.

Bei der Fistelstimme ist die Bewegungsform eine wesentlich andere: nur schmale Streifen, welche der Stimmritze anliegen und von den peripheren Teilen getrennt sind, führen hier deutliche Schwingungen aus. Nach Réthi schwingt der freie Rand des

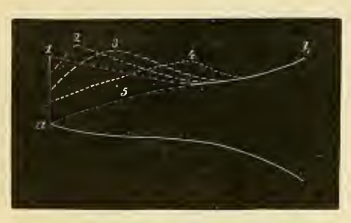
Stimmbandes erst nach aufwärts, dann rückt die Schärfe dieses Randes nach aussen, während der freie Rand wieder abwärts geht, und die Kante läuft, indem sie allmählich verstreicht, eine kurze Strecke weit lateralwärts ab.

Figur 68 zeigt schematisch das Fortschreiten der Kante vom freien Rand *a* nach aussen *b* in den aufeinander folgenden Momenten *1—5*.

Diese wellenförmige Bewegung endet nach aussen etwa über der äusseren Partie des M. vocalis. Diese Wellen waren nie beim Brustton zu sehen.

Bei der Fistelstimme wird der Kehlkopf ziemlich nahe dem Zungenbein fixiert, zugleich nach hinten gezogen und an der Wirbelsäule festgehalten. Er ist von vorn nach hinten verlängert, die Gebilde sind gedehnt, die Glottis erscheint hinten fest geschlossen, vorn dagegen ziemlich weit. (Bei den hohen Tönen der Fistelstimme soll indes die Glottis, nach Réthi, enger als bei der Bruststimme sein.) Der Luftverbrauch ist daher bei der Fistelstimme im allgemeinen ziemlich gross, und der Ton kann nicht so lange als bei der Bruststimme ausgehalten werden.

Die eigentümliche Schwingungsform der Stimmbänder bei der Fistelstimme ist nach Réthi durch eine gesteigerte Resistenz des Stimmbandes in der Gegend des M. thyreo-arythenoideus int. bei bedeutender Dehnung der elastischen Gebilde seiner Umgebung bedingt. Bisweilen wird vielleicht schon die bedeutende, durch den M. crico-thyreoideus bewirkte Dehnung der Stimmbänder ausreichen, um sie durch Spannung hinlänglich resistent zu machen, in der Regel wird aber diese Resistenz von dem M. thyreo-arythenoideus int. bedingt sein. Dabei dürfte der M. thyreo-arythenoideus ext. erschlafft sein, so dass der schwache, ohnehin schon gedehnte M. thyreo-arythenoideus int. bei seiner Thätigkeit seine Insertionsstellen nicht nähern kann, sondern sich nur spannt und somit die Schwingungen erschwert.



Figur 68. Schematischer Durchschnitt des Stimmbandes bei der Fistelstimme. Nach Réthi. *a*, freier Rand des Stimmbandes; *ab*, obere Fläche in der Ruhelage *5*; *1*, im Stadium der grössten Exkursion. *2—4*, der freie Rand bewegt sich nach abwärts; die nach aussen ablaufende Kante wird immer flacher.

Bei der Bruststimme ist der M. crico-thyreoideus nicht so stark kontrahiert und gestattet eine wirkliche Kontraktion des M. vocalis, daher auch die Verdickung der Stimmbänder.

Von vielen Autoren wird ein zwischen der Brust- und Fistelstimme liegendes Mittelregister angenommen, was von anderen aber verneint wird, indem sie das Mittelregister zu der Fistelstimme hinführen. Nach den Ermittlungen von Réthi vibriert dabei allerdings eine breitere Zone des Stimmbandes als bei der Fistelstimme, das Stimmband ist aber dünn und flach, und an demselben laufen Wellen, parallel dem freien Rande oder schief zu demselben gestellt, ganz wie bei der Fistelstimme ab. Das Mittelregister unterscheidet sich also von der Fistelstimme nur dadurch, dass ein etwas breiterer Anteil des Stimmbandes schwingt, und muss daher zu dem Fistelregister hinzugerechnet werden.

Zur Veränderung in der Höhe unserer Stimme stehen uns folgende Mittel im Kehlkopf selbst zu Gebote (Grützner). 1) Die veränderte Längsspannung der Stimmbänder. 2) Die Verkürzung der schwingenden Teile der Stimmbänder, welche dadurch erzeugt wird, dass sich von hinten her die Giessbeckenknorpel mit ihren inneren Flächen immer mehr und mehr aneinander legen und die schwingungsfähigen Partieen der Stimmbänder verkleinern. Auch je nachdem die Stimmritze tiefer oder höher gestellt ist (vgl. II, S. 153), wird sie kürzer oder länger. Bei der tieferen Stellung knicken sich nämlich die Stimmbänder gegen den vorderen Rand

des Giessbeckenknorpels ab und werden dadurch um den vor dem Proc. vocalis liegenden Knickungswulst kürzer, während sich die Stimmbänder bei der höheren Stellung mehr an dem gehobenen vorderen Rand des Giessbeckenknorpels entfalten (G. H. MEYER). 3) Die Veränderung der Gestalt, erzeugt durch die verschiedene Thätigkeit gewisser Muskelteile des M. vocalis und die davon abhängige Verschmälerung oder Verbreiterung der schwingenden Ränder (vgl. II, S. 156). 4) Der verschiedene Luftdruck, unter dem die Luft in der Trachea steht.

Die höheren Töne in einem und demselben Register können daher in zweierlei Weise angegeben werden, nämlich a) durch gesteigerte Spannung und Verlängerung der Stimmbänder, b) durch allmählich stattfindende Verkürzung der Stimmbänder.

Bei verschiedenen Individuen wird mehr oder weniger ausschliesslich der eine oder andere Mechanismus verwendet.

§ 4. Der Umfang und die Lage der Stimme.

Als Umfang der Stimme bezeichnen wir den Abstand zwischen dem tiefsten und dem höchsten Ton, der vom betreffenden Individuum erzeugt werden kann, und als Lage der Stimme denjenigen Teil der Tonreihe, in welchem sich der Umfang der Stimme befindet.

Bei gewöhnlichen Singstimmen beträgt der Umfang der Stimme etwa 2 Oktaven.

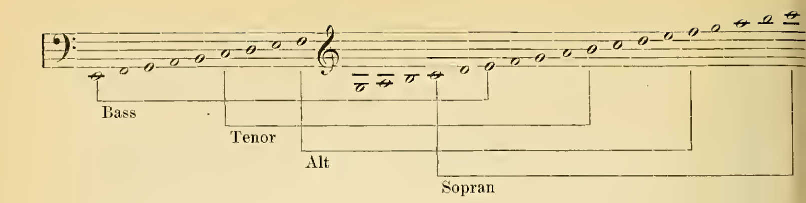
Die Lage der Stimme ist hauptsächlich von den Dimensionen des Kehlkopfes abhängig und ist eine um so tiefere, je länger der Kehlkopf und somit auch die Stimmbänder in sagittaler Richtung sind.

Im Kindesalter kommt in Bezug auf die Stimmlage bei den beiden Geschlechtern kein Unterschied vor. Etwa um das 14. Lebensjahr tritt aber eine Veränderung der Kinderstimme ein (Stimmwechsel, Mutation), nach welcher bei den beiden Geschlechtern eine deutliche Verschiedenheit der Stimmlage erscheint. Die männliche Stimme liegt nun etwa eine Oktave tiefer als die weibliche, was davon bedingt ist, dass zur Zeit der Mutation der Kehlkopf beim Manne plötzlich an Grösse zugenommen hat. Bei der Frau ruft die Mutation allerdings keine Veränderung der Stimmlage hervor, die Stimme wird aber voller und weniger zart als die Mädchenstimme.

Die Männerstimme unterscheidet sich von der Frauenstimme ferner dadurch, dass sie zum grössten Teil ihres Umfanges aus Brusttönen besteht, während bei der Frauenstimme nur die tiefsten Töne dem Brustregister angehören.

Übrigens findet man bei den beiden Geschlechtern Individuen mit hoher und tiefer Stimmlage (Sopran und Alt bei Frauen, Tenor und Bass bei Männern).

Das folgende Schema stellt nach J. MÜLLER den Umfang und die Lage der verschiedenen Stimmlagen übersichtlich dar.



§ 5. Die Sprachlaute.

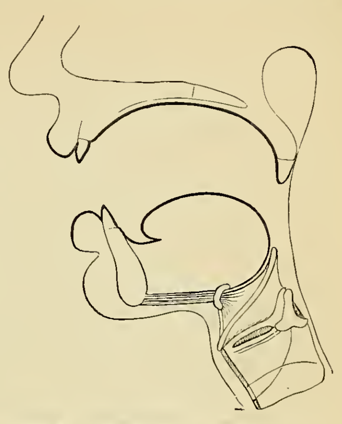
Die Eigentümlichkeiten, durch welche die Wörter und ihre elementaren Bestandteile, die einfachen Sprachlaute, Vokale und Konsonanten, charakterisiert sind, sind davon bedingt, dass der durch die Schwingungen der Stimmbänder im Larynx erzeugte Schall bei seiner Fortpflanzung durch den Schlund, die Mund- und Nasenhöhlen in der einen oder anderen Weise durch Veränderungen der Form und des Verschlusses dieser Höhlen verändert wird. Die betreffenden Veränderungen kommen durch Lageveränderungen der hier befindlichen beweglichen Teile, des Kehlkopfs, des Gaumensegels, der Zunge und der Lippen zu stande.

Da nun jede Höhle ihren eigenen Ton hat, den sie aussendet, wenn die darin eingeschlossene Luft in Schwingungen versetzt wird, und da ferner ein Schall auch dann entsteht, wenn z. B. der Verschluss der Lippen durch einen Luftstrom plötzlich gesprengt wird, so ist es deutlich, dass die Sprachlaute, auch ohne dass die Stimmbänder in regelmässige Schwingungen versetzt werden, hervorgebracht werden können. Dies ist beim Flüstern der Fall: hier ist die Stimmritze zum Teil offen und die Luft kann durch den Kehlkopf strömen, ohne die Stimmbänder in Schwingung zu versetzen, und ruft bei ihrem Gang durch die Stimmritze statt dessen nur ein stärkeres oder schwächeres Reibungsgeräusch hervor. Wenn wir, wie bisher, mit Stimme nur den durch die Schwingungen der Stimmbänder erzeugten Schall bezeichnen, so können wir also sagen, dass wir sowohl mit als ohne Stimme sprechen können.

a. Die Vokale.

Die bei der Bildung der Vokale stattfindenden Veränderungen der Mundhöhle u. s. w. können hier nicht eingehend besprochen werden. Grützner hat die wichtigsten dieser Veränderungen in folgender Weise kurz zusammengefasst. Lässt man die Stimme ertönen, indem man bei tiefer Lage der abgeplatteten Zunge die Lippen erst wenig, dann immer mehr öffnet, so geht der zuerst gebildete Vokal *U* durch *O* in *A* über; das umgekehrte geschieht, wenn man bei geöffnetem Kiefer die zuerst weit voneinander abstehenden Lippen allmählich nähert, ohne die Stellung der Zunge, des Kiefers oder des Kehlkopfes irgendwie zu verändern. Die Vokale *U-O-A* können also lediglich durch Veränderung der Lippenstellung oder der Mundöffnung ausgesprochen

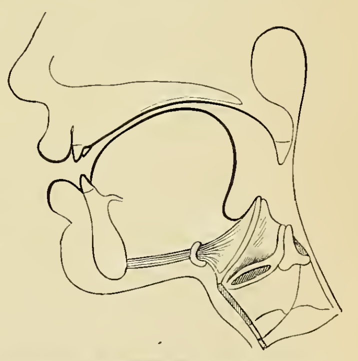
werden; bei dem gewöhnlichen Sprechen führen indes auch die Zunge und das Gaumensegel hierbei Lageveränderungen aus. — Bringen wir jetzt wiederum *A* bei mässig weitem Munde hervor und lassen die Mundöffnung, so wie sie ist, bestehen, heben aber allmählich die Zunge von hinten her höher an den harten Gaumen heran, so gelangen wir zu der Vokalreihe *A*, *Ä*, *E*, *I*. Bei dieser Reihe entsteht zwischen Kehlkopf, hinterer Rachenwand, Gaumensegel und Zungenwurzel ein grösserer Hohlraum (Kehlraum, Purkinje). — Nun können diese beiden Veränderungen kombiniert werden, d. h. wir können zugleich die Lippen für ein *U* (oder einen Laut der *A-O-U*-Reihe) und die Zunge für ein *I* (oder einen Laut der *A-E-I*-Reihe) einstellen und erhalten unser *Ü*, *Ö* oder einen ähnlichen Zwischenlaut. Übrigens nehmen auch das Gaumensegel und der Kehlkopf bei den verschiedenen Vokalen eine verschiedene Lage ein.



Figur 69. Die Bildung des A. Nach Grützner.

Die Figuren 69 und 70 stellen typische Beispiele von der Stellung der Mundhöhle bei Vertretern der beiden Haupttreihen (*A* und *I*) dar.

Was die physikalische Natur der Vokale betrifft, so ist zu bemerken, dass die Mundhöhle, wie Donders zuerst nachwies, bei verschiedenen Vokalen auf verschiedene Tonhöhen abgestimmt ist. Wenn die Mundhöhle angeblasen wird, so werden die entsprechenden Töne hervorgebracht; wenn diese Töne als Obertöne in dem von den Stimmbändern erzeugten Klang enthalten sind, so werden durch die Resonanz der Mundhöhle gerade diese Töne verstärkt.



Figur 70. Die Bildung des I. Nach Grützner.

Diese von der verschiedenen Form der Mundhöhle abhängigen Töne bilden nach Helmholtz (1863) das Charakteristische für die verschiedenen Vokale. Jedem Vokal entsprechen ein oder zwei Töne, deren absolute Höhe konstant ist und welche sich bei den gesungenen oder mit Stimme ausgesprochenen Vokalen mit dem Stimmklange verbinden. Diejenigen Vokale, bei welchen der Raum zwischen Kehlkopf und Mundöffnung

durch die Stellung der Zunge in zwei Abteilungen getrennt ist (*Ä*, *E*, *I* u. s. w.), haben, den beiden Abteilungen des Ansatzrohres entsprechend, zwei Töne, die der *U-O-A*-Reihe nur einen Ton. Diese für die Vokale charakteristischen Töne sind nach HELMHOLTZ

für U	f		E	f',	b'''
O	b'		I	f,	d^{IV}
A	b''		Ö	f',	cis'''
Ä	d'', g'''		Ü	f,	g'''.

Eine bis in die letzte Zeit hinein vielfach verfochtene Ansicht, nach welcher das Wesentliche der Vokale in dem relativen Verhältnis und nicht in der absoluten Höhe gewisser Obertöne liege, wird, wie es scheint, durch die Versuche mit dem EDISON'schen Phonographen endgültig widerlegt (HERMANN). Wenn bei der Reproduktion die Rotationsgeschwindigkeit des Phonographencylinders derjenigen beim Ansingen gegenüber verändert wird, so wird dadurch weder die relative Intensität noch die relative Schwingungszahl der verschiedenen Obertöne beeinflusst; die absolute Tonhöhe verändert sich aber in derselben Richtung wie die Rotationsgeschwindigkeit.

Wie leicht ersichtlich, fordert die Hypothese von HELMHOLTZ, dass die Vokale bei Reproduktion mit veränderter Rotationsgeschwindigkeit ihren Charakter ganz einbüssen sollen. Dies ist nun in der That der Fall. Schon bei wenig schnellerer Drehung näherte sich *E* im Charakter etwas dem *I*, und *U* dem *O*, die Vokale aber blieben noch gut erkennbar. Bei noch schnellerer Drehung waren *E* von *I*, *U* von *O* nicht mehr zu unterscheiden und verloren ihren Charakter immer mehr, indem sich alle Vokale einem zwischen *Ä* und *Ö* liegenden Laute gleichmässig näherten; *A* behielt seine Erkennbarkeit am längsten, verlor sie aber ebenfalls bei grosser Geschwindigkeit. Durch Verlangsamung des Ganges unter die beim Ansingen verwendete Geschwindigkeit gingen die Vokalcharaktere noch viel leichter verloren als durch Beschleunigung; alle Vokale nahmen bald einen blökenden Charakter an, etwa nach *Ö* hin klingend.

Die für die verschiedenen Vokale charakteristischen Obertöne sind nach verschiedenen Autoren ziemlich verschieden, was zum Teil wenigstens durch die mehr oder weniger verschiedene Aussprache eines und desselben Vokals in verschiedenen Gegenden bedingt ist. Die folgende Tabelle enthält für die langen Vokale einige Angaben von HERMANN und PIPPING.

	Hermann	Pipping
U	erster Teil der 1. und der 2. Oktave	d'—f'
O	erster Teil der 2. Oktave	g'
A	Mitte der 2. Oktave	gis'' und dis'''
Ä	Anfang der 2. und Mitte der 3. Oktave	g'' und fis'''
E	Anfang der 2. und Ende der 3. Oktave	fis''' und cis^{IV}
Ö	Mitte der 3. Oktave, etwas tiefer als Ä	f' und g'''
Ü	gegen Ende der 3. Oktave	d' und c^{IV}
I	erster Teil der 4. Oktave	d' und cis^{IV}

HELMHOLTZ stellte sich vor, dass diese Töne dadurch entstehen, dass die Resonanz der Mundhöhle u. s. w. einen vorhandenen Oberton des im Larynx gebildeten Schalles verstärke — wobei, angesichts der aller Wahrscheinlichkeit nach sehr grossen Dämpfung der Mundhöhle u. s. w., der Bereich des Verstärkungsgebietes ziemlich gross sein dürfte.

Dem gegenüber ist HERMANN in der letzten Zeit aufgetreten; nach ihm wird bei den lauten Vokalen der Mundraum durch den aus der Stimmritze kommenden Luftstrom intermittent angeblasen; die hierdurch entstehenden, zum Grundton

in der Regel unharmonischen Töne („Formanten") erklingen daher stets nur intermittierend und setzen fast stets in jeder Periode unabhängig ein. Nach HERMANN liegt also die wahre Charakteristik des Vokals in der anaperiodischen Erneuerung einer Formantschwingung.

Auf eine nähere Erörterung der hieran sich knüpfenden Fragen müssen wir verzichten.

Man hat vielfach Versuche gemacht, Vokale künstlich darzustellen. Am einfachsten gelingt dies, wenn man gegen ein geöffnetes Klavier, dessen Dämpfer gehoben sind, auf irgend eine der Noten des Klaviers deutlich und kräftig Vokale singt oder spricht. Nach dem Aufhören der Stimme tönt aus dem Klavier der betreffende Klang heraus; bei *A*, *O* und *E* fällt der Versuch besonders gut aus (HELMHOLTZ). — Durch eine Reihe von Stimmgabeln stellte HELMHOLTZ die Vokale *U*, *O*, *A*, *Ä* mit gutem Erfolg synthetisch dar; die übrigen Vokale liessen sich mit seinem Apparat wegen Mangels an genügend hoch gestimmten Gabeln nur unvollständig abbilden.

b. Die Konsonanten.

Die Konsonanten sind hinsichtlich der Art und Weise, in welcher sie gebildet werden, viel komplicierter als die Vokale.

Beim Zustandekommen der Konsonanten spielen die Formveränderungen des Mund-Rachenraumes und die dadurch bedingten Veränderungen des Eigentones desselben eine wesentliche Rolle. Bei den meisten Konsonanten sind die Mund- und Nasenhöhlen durch das Gaumensegel voneinander getrennt, bei einigen hängen sie dagegen zusammen. Eine grosse Bedeutung hat auch der bei verschiedenen Konsonanten an verschiedenen Stellen der Mundhöhle (an den Lippen, an der Zungenspitze oder Zungenbasis) angebrachte, mehr oder weniger vollständige Verschluss, denn wenn die Luft durch denselben strömt, erzeugt sie ein Geräusch, welches je nach dem Ort und der Art des Verschlusses einen verschiedenen Charakter besitzt. Einige Konsonanten werden mit, andere ohne Stimme ausgesprochen.

Nach der Art ihres Entstehens werden die Konsonanten in verschiedene Gruppen geteilt.

1. Die Nasallaute *M*, *N* und *Ng*. Diese unterscheiden sich von den übrigen Konsonanten dadurch, dass sie immer mit Stimme ausgesprochen werden und dass das Gaumensegel dabei herabhängt, infolgedessen die Nasenhöhlen mit der Mundhöhle in offener Verbindung steht. Letztere ist nach vorne durch die Zunge oder die Lippen geschlossen. In den miteinander zusammenhängenden Mund- und Nasenhöhlen entsteht eine Resonanz, welche dem Konsonanten deren nasalen Charakter giebt. Der Verschluss der Mundhöhle findet sich bei *M* an den Lippen, bei *N* zwischen der Zungenspitze und dem harten Gaumen, bei *Ng* zwischen der Zungenwurzel und dem harten Gaumen.

Auch die französischen Nasallaute (wie in *un* oder *dans*) werden bei herabhängendem Gaumensegel gebildet, der Weg durch die Mundhöhle ist aber nicht abgesperrt.

2. Die Zitterlaute, *R*, werden in der Weise gebildet, dass die Zungenspitze oder das Zäpfchen oder die Lippen im Wege des Luftstromes zittern und diesen also periodisch verengen. Je nachdem dieses Zittern an verschiedenen Orten stattfindet, hat das *R* einen verschiedenen Charakter. Das gewöhnliche *R* entsteht durch den Anschlag der Zungenspitze gegen den harten Gaumen; das schnarrende durch den Anschlag des nach vorn gerichteten Zäpfchens gegen den hinteren Teil der Zunge.

3. Die Reibungslaute, *L*, *F*, *W*, *S*, *J*, *H* werden durch Verengerung des Weges durch die Mundhöhle bei gehobenem Gaumensegel gebildet und mit oder ohne Stimme ausgesprochen.

L ist ein tönender Konsonant, bei welchem sich die Zunge mit ihrem Rande dicht oberhalb der Vorder- und Backenzähne an den Alveolarfortsatz des Oberkiefers anlegt, dabei aber zwei seitliche kleine Lücken in der Gegend der ersten Backenzähne übrig lässt. Durch diese Lücken entweicht der tönende Luftstrom und geht zwischen der inneren Seite der Wangenschleimhaut und der äusseren der seitlichen Zähne nach aussen.

Wenn der Verschluss zwischen der Unterlippe und den Vorderzähnen des Oberkiefers stattfindet, so entsteht *F*(*V*) oder *W*, je nachdem der Konsonant ohne oder mit Stimme ausgesprochen wird.

S erscheint, wenn der Verschluss zwischen der Zungenspitze und dem Alveolarfortsatz des Oberkiefers stattfindet; hierbei findet sich vorn in der Mitte eine enge, durch Aushöhlung der Zungenspitze gebildete Öffnung. Ohne Stimme ist das *S* scharf, mit Stimme weich.

Unter ähnlichen Umständen tritt ohne Stimme *Sch* und mit Stimme das französische *J* auf, wenn die Zungenspitze etwas weiter nach hinten gegen den harten Gaumen angelegt wird; dabei ist die Öffnung in der Mitte etwas grösser als bei *S*.

Wenn der Verschluss zwischen dem Zungenrücken und dem harten Gaumen stattfindet, entsteht ohne Stimme das deutsche *Ch* (wie in *ich*), mit Stimme das deutsche *J*.

Das *H* ist ein in der Stimmritze selbst erzeugtes Reibungsgeräusch.

4. Die Explosivlaute *P*, *B*, *T*, *D*, *K*, *G*. Diese stellen explosive Geräusche dar, welche dadurch entstehen, dass ein im Wege des Luftstromes befindlicher Verschluss plötzlich gesprengt wird.

Unter diesen werden *P*, *T*, *K* ohne Stimme, *B*, *D*, *G* mit Stimme ausgesprochen. Wenn der Verschluss an den Lippen stattfindet, entstehen *P* oder *B*; beim Verschluss zwischen der Zungenspitze und dem harten Gaumen *T* oder *D*; beim Verschluss zwischen der Zungenspitze und dem Gaumensegel *K* oder *G*.

Litteratur. P. Grützner, Physiologie der Stimme und Sprache. Leipzig 1879 (Hermann's Handbuch der Physiologie I:2). — H. Helmholtz, Die Lehre von den Tonempfindungen. Vierte Auflage. Braunschweig 1877. — L. Hermann, mehrere Abhandlungen im Archiv f. d. ges. Physiologie Bd. 47, 48, 53, 58, 61; 1890—1895. — H. Pipping, Abhandlungen in der Zeitschrift f. Biologie Bd. 27, 31; 1890, 1895.

EINUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Die Gesichtsempfindungen.

Wenn wir mit dem Tastsinn irgend ein Objekt untersuchen wollen, müssen wir die verschiedenen Punkte desselben unterscheiden können. Hierbei werden verschiedene Nervenfasern erregt; jeder ruft eine besondere Empfindung hervor, welche sich, dank der Lokalzeichen, von derjenigen durch die anderen Nervenfasern vermittelten unterscheidet. Die Gesamtheit aller dieser verschiedenen Empfindungen giebt die Vorstellung von dem untersuchten Objekt ab.

In ähnlicher Weise verhält sich das Auge. Die für das Licht empfindliche Netzhaut stellt eine Mosaik von Nervenendigungen dar, welche jede für sich eine mit ihrem besonderen Lokalzeichen ausgerüstete Empfindung hervorruft. Und ganz wie bei der Haut resultiert hier aus der Gesamtheit aller dieser Empfindungen die Vorstellung des mit dem Auge untersuchten Objektes.

Nach diesem ist es klar, dass wir eine *deutliche* Vorstellung eines mit dem Auge wahrgenommenen Objektes nur in dem Falle erhalten können, wenn jeder einzelne Punkt des Objektes auf seinen bestimmten Punkt der Netzhaut einwirkt.

Da nun aber in der Natur das von einem Objekt ausgehende oder reflektierte Licht immer divergierend nach allen Richtungen ausgeht, so muss im Auge das Licht so gebrochen werden, dass auf der Netzhaut ein scharfes Bild des betreffenden Objektes entworfen wird. Dies geschieht *durch die lichtbrechenden Medien des Auges*.

Die Physiologie des Sehorgans muss daher in erster Linie die Lichtbrechung im Auge berücksichtigen. Danach werden wir die Gesichtsempfindungen und die Bewegungen des Auges sowie dessen Schutzvorrichtungen studieren.

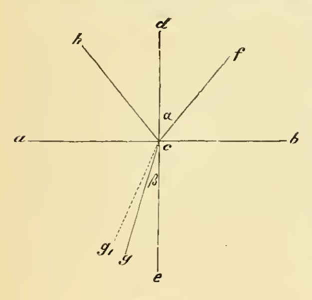
Erster Abschnitt.

Die Lichtbrechung im Auge.

§ 1. Die Lichtbrechung in einem centrierten optischen System [1]).

Als centriertes optisches System bezeichnet man ein solches, welches eine Reihe von brechenden Kugelflächen enthält, deren Mittelpunkte alle in einer geraden Linie, der optischen Axe des Systems, liegen. Da das Auge aus mehreren brechenden Kugelflächen besteht, deren Mittelpunkte annähernd in einer geraden Linie liegen, stellt es also ein centriertes System dar, und wir haben daher, um die Lichtbrechung im Auge untersuchen zu können, von den Gesetzen der Brechung in einem solchen System auszugehen.

An einer einzelnen brechenden Fläche ist die Lage des zurückgeworfenen und gebrochenen Strahles in folgender Weise bestimmt. In Fig. 71 sei *ab* die Grenzfläche beider Medien, welche man die brechende Fläche nennt; *fc* sei einer der darauf fallenden Lichtstrahlen, *dc* die im Punkte *c* auf *ab* senkrecht stehende Linie, die Normale, *ch* der zurückgeworfene und *cg* der gebrochene Strahl. Der einfallende, der zurückgeworfene und der gebrochene Strahl, sowie die Normale liegen alle in derselben Ebene.



Figur 71.

Als Einfallswinkel (α) bezeichnet man den Winkel zwischen dem einfallenden Strahl und der Normale, als Reflexionswinkel bezw. Brechungswinkel (β) den Winkel zwischen der Normale und dem zurückgeworfenen, bezw. gebrochenen Strahl.

Bei einfach brechenden Medien ist der Reflexionswinkel gleich dem Einfallswinkel. Zwischen letzterem und dem Brechungswinkel findet das Verhältnis statt, dass ihre Sinus sich wie die Fortpflanzungsgeschwindigkeiten in den betreffenden Medien verhalten, d. h. wenn c_1 die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes im ersten Medium und c_2 diejenige in dem zweiten bezeichnet, so ist

$$\frac{\text{Sin } \alpha}{\text{Sin } \beta} = \frac{c_1}{c_2} \quad \text{--------------} \quad 1).$$

Das Verhältnis der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes im Vacuum zu der in einem gegebenen Medium nennt man das Brechungsvermögen dieses Mediums. Ist also c_0 die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Vacuum, n_1 das Brechungsvermögen des ersten und n_2 das des zweiten Mediums, so ist.

$$n_1 = \frac{c_0}{c_1}; \quad n_2 = \frac{c_0}{c_2}.$$

---

[1]) Nach HELMHOLTZ, Handbuch der physiologischen Optik. 2. Auflage. Hamburg und Leipzig 1886 folg.

Daraus erhalten wir:

$$\frac{n_2}{n_1} = \frac{c_1}{c_2} \text{ und aus (1)}$$

$$\frac{\operatorname{Sin} \alpha}{\operatorname{Sin} \beta} = \frac{n_2}{n_1}, \text{ d. h.}$$

$$n_1 \operatorname{Sin} \alpha = n_2 \operatorname{Sin} \beta \text{ — — — — — — — — — — — — — 2).}$$

Da nun aber die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes im Vacuum von derjenigen in Luft bei gewöhnlichem Druck nur unerheblich differiert, kann das Brechungsvermögen für die Luft ohne Fehler gleich 1 gesetzt werden (eigentlich 1.00029). In einem optischen System, bei welchem Luft das erste Medium darstellt, wird also $n_1 = 1$ und die Gleichung (2) reduciert sich auf:

$$\operatorname{Sin} \alpha = n_2 \operatorname{Sin} \beta, \text{ woraus}$$

$$n_2 = \frac{\operatorname{Sin} \alpha}{\operatorname{Sin} \beta}.$$

Das Licht ist aus einer unendlich grossen Anzahl verschiedener Strahlen zusammengesetzt, welche sich im Vacuum und in Gasen mit derselben Geschwindigkeit fortpflanzen, in festen und tropfbar flüssigen Medien aber eine verschiedene Fortpflanzungsgeschwindigkeit haben, und zwar derart, dass sich die Strahlen geringerer Wellenlänge (die blauen und violetten) langsamer fortpflanzen als diejenigen von grösserer Wellenlänge (gelbe und rote). Infolgedessen wird $\frac{c_0}{c_2}$ d. h. das Brechungsvermögen n_2 für jene grösser als für diese, und also Sin β $\left(= \frac{\operatorname{Sin} \alpha}{n_2}\right)$, d. h. der Brechungswinkel kleiner für die blauen und violetten Strahlen. Für blaue und violette Strahlen nähert sich also der gebrochene Strahl in höherem Grade der Normale als für die roten und gelben, jene sind brechbarer.

Als homocentrisches Licht bezeichnet man Licht, welches von einem Punkte ausgegangen ist oder Licht, dessen Strahlen verlängert alle durch einen Punkt gehen.

Wenn homocentrisches Licht nach Brechung in einem optischen System entweder sich in einen Punkt wieder vereinigt, oder so fortgeht, als käme es alles von einem leuchtenden Punkte her, also wieder homocentrisch ist, so wird der Konvergenzpunkt der Lichtstrahlen in beiden Fällen als das optische Bild des ursprünglich leuchtenden Punktes bezeichnet.

Da Lichtstrahlen, welche von dem Orte des Bildes ausgehen, an der Stelle des ursprünglich leuchtenden Punktes wieder vereinigt werden würden, nennt man den Ort des leuchtenden Punktes und den seines Bildes auch konjugierte Vereinigungspunkte der Strahlen.

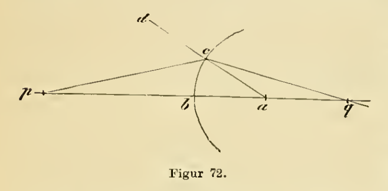
Man nennt ferner das optische Bild reell, wenn die Lichtstrahlen, welche von dem leuchtenden Punkte ausgegangen sind, in ihm wirklich zur Vereinigung kommen. Dies kann nur geschehen, wenn das Bild hinter den brechenden Flächen liegt. Man nennt es virtuell, wenn der Vereinigungspunkt der Lichtstrahlen in ihren rückwärts gezogenen Verlängerungen vor der letzten brechenden Fläche liegt. Im letzten Fall schneiden sich also nicht die Lichtstrahlen selbst, sondern nur ihre Verlängerungen.

Um die Leistungen eines optischen Systemes zu kennen, muss man die Lage und Grösse eines vom System erzeugten optischen Bildes von einem in verschiedener Entfernung vom System befindlichen Objekt berechnen können. Dies wird dadurch möglich, dass jedes optische System einige für dasselbe charakteristische Konstanten, die optischen Kardinalpunkte, hat, mittels welcher die Lage und Grösse eines Bildes immer berechnet bezw. konstruiert werden können.

a. Die Lichtbrechung in einem einfachen optischen System.

Wenn man einmal weiss, wie sich die Lichtbrechung gestaltet, wenn das optische System auf eine Kugelfläche reduciert ist, welche zwei Medien verschiedener Brechbarkeit trennt (ein einfaches optisches System), so ist es natürlich, dass man aus den dabei geltenden Gesetzen auch die Lichtbrechung in einem centrierten System herleiten kann. Wir beginnen daher mit diesem einfachen Fall.

Es sei bc (Fig. 72) eine Kugelfläche mit dem Centrum bei a, welche die beiden Medien, deren Brechungsvermögen n_1 bezw. n_2 sei, von einander trennt. p ist ein leuchtender Punkt, von welchem Lichtstrahlen auf die Kugelfläche fallen. Unter diesen fällt einer mit der Normale zusammen; der Winkel α und demnach auch der Sin α ist hier Null, also muss auch der Winkel β Null sein: der Strahl geht ungebrochen durch.



Figur 72.

Das Bild des Punktes p fällt also auf die Linie pq. Um seinen Ort festzustellen, haben wir zu untersuchen, in welchem Punkt ein anderer von p ausgehender und im Systeme gebrochener Strahl diese Linie pq schneidet. Folgen wir also dem Strahl pc. Sein Einfallswinkel α ist pcd; der Brechungswinkel sei $qca = \beta$. Die Entfernung pb sei f_1, der Radius der Kugelfläche ab sei r, die Entfernung bq, wo der gebrochene Strahl cq die optische Axe des Systemes schneidet, sei f_2. Aus den Dreiecken apc und aqc erhalten wir dann, da sich die Sinus der Winkel wie die gegenüber liegenden Seiten verhalten,

$$\frac{\text{Sin } \alpha}{\text{Sin } cpa} = \frac{f_1 + r}{ac}$$

$$\frac{\text{Sin } \beta}{\text{Sin } cqa} = \frac{f_2 - r}{ac}$$

Wenn wir die erste dieser Gleichungen durch die zweite dividieren, so erhalten wir

$$\frac{\text{Sin } \alpha}{\text{Sin } \beta} \cdot \frac{\text{Sin } cqa}{\text{Sin } cpa} = \frac{f_1 + r}{f_2 - r}.$$

Da $\frac{\text{Sin } \alpha}{\text{Sin } \beta} = \frac{n_2}{n_1}$ und $\frac{\text{Sin } cqa}{\text{Sin } cpa} = \frac{\text{Sin } cqp}{\text{Sin } cpq} = \frac{cp}{cq}$, so wird

$$\frac{f_1 + r}{f_2 - r} = \frac{n_2}{n_1} \cdot \frac{cp}{cq} \quad \text{— — — — — — — — — — — — — 3).}$$

Aus dieser Gleichung geht hervor, dass die Grösse f_2, d. h. der Ort, wo der gebrochene Strahl die optische Axe schneidet, nicht allein von den Konstanten n_2, n_1 und r, sondern auch von dem Punkt c abhängig ist, in welchem der einfallende Strahl die Kugelfläche trifft. Ein homocentrisches Strahlenbündel bleibt also nach der Brechung nicht mehr homocentrisch, indem die Lichtstrahlen sich nicht genau in einem Punkte, sondern in einer krummen Linie (kaustischen Linie) schneiden, von der Art wie sie in Figur 72 für parallel auffallende Strahlen dargestellt ist.

Unter gewissen Bedingungen bleibt aber das homocentrische Bündel nach der Brechung homocentrisch, nämlich wenn von dem leuchtenden Punkte nur solche Strahlen auf die Kugelfläche fallen, welche mit der optischen Axe des

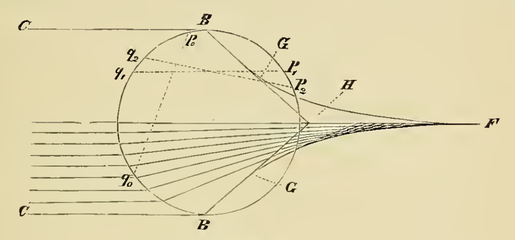
Systemes einen so geringen Winkel bilden, dass das Verhältnis $\frac{cp}{cq} = \frac{f_1}{f_2}$ wird. In diesem Falle wird die Gleichung (3)

$$\frac{f_1 + r}{f_2 - r} = \frac{n_2}{n_1} \frac{f_1}{f_2} \quad \text{— — — — — — — — — — — — — 4).}$$

Durch Multiplikation mit dem Nenner und Division mit $f_1 f_2$ erhalten wir

$$\frac{n_1}{f_1} + \frac{n_2}{f_2} = \frac{n_2 - n_1}{r} \quad \text{— — — — — — — — — — — — — 5).}$$

Aus dieser Gleichung folgt, dass für jeden Wert von f_1, f_2 nur einen einzigen Wert hat.



Figur 73.

Für $f_1 = \infty$, wird die Gleichung (5), wenn die Entfernung des Bildpunktes dann mit F_2 bezeichnet wird,

$$\frac{n_2}{F_2} = \frac{n_2 - n_1}{r};$$

$$F_2 = \frac{n_2 r}{n_2 - n_1} \quad \text{— — — — — — — — — — — — — 6).}$$

Für $f_2 = \infty$, wird, wenn die Entfernung des entsprechenden leuchtenden Punktes mit F_1 bezeichnet wird,

$$\frac{n_1}{F_1} = \frac{n_2 - n_1}{r}$$

$$F_1 = \frac{n_1 r}{n_2 - n_1} \quad \text{— — — — — — — — — — — — — 7).}$$

Die Punkte F_1 und F_2 heissen die Brennpunkte des Systems und sind dadurch charakterisiert, dass Lichtstrahlen, die von dem ersten Brennpunkt F_1 ausgehen, nach der Brechung parallel werden, sowie dass parallele Strahlen, welche auf das System fallen, nach Brechung im System zu dem zweiten Brennpunkt F_2 zusammengebrochen werden.

Die Entfernung der Brennpunkte sind von den drei Konstanten (n_2, n_1, r) des Systems abhängig und dienen also zur Charakteristik desselben. In der That kann man in der Gleichung (5) diese drei Konstanten durch die Brennweiten ersetzen. Durch Multiplikation dieser Gleichung mit $\frac{r}{n_2 - n_1}$ erhalten wir

$$\frac{n_1 r}{n_2 - n_1} \frac{1}{f_1} + \frac{n_2 r}{n_2 - n_1} \frac{1}{f_2} = 1$$

und nach Einsetzung der Werte für $\frac{n_1 r}{n_2 - n_1}$ und $\frac{n_2 r}{n_2 - n_1}$ aus den Gleichungen (6) und (7)

$$\frac{F_1}{f_1} + \frac{F_2}{f_2} = 1 \text{ — — — — — — — — — — — — 8).}$$

Wenn die Gleichung (6) durch die Gleichung (7) dividiert wird, so erhält man

$$\frac{F_1}{F_2} = \frac{n_1}{n_2} \text{ — — — — — — — — — — — — — 9),}$$

es verhalten sich also die Brennweiten wie das Brechungsvermögen der betreffenden Medien.

Entsprechende Formeln werden auch erhalten, wenn die Entfernungen nicht vom Vertex, sondern vom Centrum der brechenden Oberfläche gerechnet werden. Bezeichnen wir $f_1 + r$ mit g_1, $f_2 - r$ mit g_2, so wird die Gleichung (4)

$$\frac{g_1}{g_2} = \frac{n_2}{n_1} \cdot \frac{g_1 - r}{g_2 + r},$$

woraus

$$\frac{n_2}{g_1} + \frac{n_1}{g_2} = \frac{n_2 - n_1}{r} \text{ — — — — — — — — — — — — 10).}$$

Die Brennweiten, G_1, G_2, sind nach dieser Bezeichnungsweise

$$G_1 = \frac{n_2 r}{n_2 - n_1}$$

$$G_2 = \frac{n_1 r}{n_2 - n_1}$$

und die allgemeine Formel

$$\frac{G_1}{g_1} + \frac{G_2}{g_2} = 1 \text{ — — — — — — — — — — — — 11).}$$

Das Verhältnis der Brennweiten ist hier

$$\frac{G_1}{G_2} = \frac{n_2}{n_1};$$

wenn die Brennweiten vom Centrum der brechenden Fläche gerechnet werden, so verhalten sie sich umgekehrt wie das Brechungsvermögen der Medien.

Bei allen diesen Formeln werden alle Entfernungen in der Richtung des einfallenden Lichtstrahles positiv gerechnet. Wenn f_1 negativ ist, bezeichnet dies, dass Strahlen gegen einen im zweiten Medium befindlichen Punkt konvergieren, bei negativen f_2 werden die Strahlen nach erfolgter Brechung nicht konvergent, sondern divergieren und zwar gegen einen Punkt, der im ersten Medium um die Entfernung f_2 von dem Vertex der brechenden Fläche liegt.

Ein Blick auf die Gleichungen (8) und (11) ergiebt ohne weiteres, dass die Lage des Bildes bei Veränderung der Lage des Objekts alle Werte zwischen $+\infty$ und $-\infty$ annehmen kann.

Abbildung von Objekten. Wenn seitwärts von dem leuchtenden Punkte in gleicher Entfernung von dem Mittelpunkte *a* (Fig. 74) ein zweiter leuchtender Punkt *s* liegt, dessen Strahlen ebenfalls nur unter kleinen Einfallswinkeln auf die Kugelfläche fallen, so wird dieser ein Bild ebenfalls in gleicher Entfernung hinter dem Mittelpunkte der Kugelfläche haben. Sind viele solche leuchtende Punkte vorhanden, so werden sie alle, da sie gleiche Entfernung von *a* haben, in einer mit der brechenden Fläche kon-

centrischen Kugelfläche liegen. Das Gleiche gilt von ihren Bildern t. Für jeden Punkt s der einen Kugelfläche findet man den Ort des Bildes t dann, indem man von s aus eine Gerade bis zum Krümmungsmittelpunkte a zieht, und diese verlängert, bis sie die Kugelfläche der Bilder in t schneidet. Dann ist t das Bild von s. Daraus folgt, dass ein solches Bild seinem Objekte geometrisch ähnlich ist.

Die Lineardimensionen des Objekts im Verhältnis zu denen des Bildes werden folgendermassen berechnet. Ist die Grösse des Objekts β_1 und die des Bildes β_2, und wird ferner das Bild positiv bezeichnet, wenn es auf dieselbe Seite der optischen Axe als das Objekt fällt, so ist (vgl. Fig. 74)

$$\frac{\beta_1}{-\beta_2} = \frac{pa}{pr} = \frac{g_1}{g_2} \quad \text{— — — — — — — — — — —} \quad 12).$$

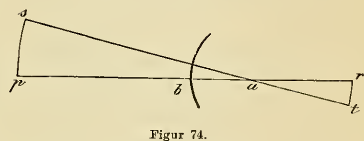
Objekt und Bild verhalten sich also wie ihre resp. Entfernung vom Centrum des Systems. Das Bild kann daher, je nachdem der Ort des Objekts wechselt, alle Werte zwischen $+\infty$ und $-\infty$ annehmen.

Ausser den Brennpunkten sind ferner noch folgende singuläre Punkte zu berücksichtigen.

Wenn der leuchtende Punkt im Vertex der brechenden Oberfläche liegt, d. h. wenn es sich um Strahlen handelt, welche gegen den Vertex konvergieren, so wird nach der Gleichung (8) auch $f_2 = 0$ [1]).

Dann wird natürlich $g_1 = -g_2$ und also $\beta_1 = \beta_2$.

Im Vertex fallen also Objekt und Bild zusammen, und Objekt und Bild sind gleichgross und gleichgerichtet. Man benennt diesen Punkt den Hauptpunkt des Systems.



Figur 74.

Wenn das Objekt im Centrum der brechenden Fläche liegt, so wird in der Gleichung (5) $f_1 = -r$ und $f_2 = r$.

Auch hier fallen Objekt und Bild zusammen. Die Bildgrösse berechnet sich folgendermassen:

$$\frac{\beta_1}{-\beta_2} = \frac{g_1}{g_2} = \frac{f_1 + r}{f_2 - r} = \text{(nach Gleichung 4)} = \frac{n_2}{n_1} \cdot \frac{f_1}{f_2} = \frac{n_2}{n_1} \cdot \frac{g_1 - r}{g_2 + r}.$$

Da nun $g_1 = g_2 = 0$ ist, so wird

$$\frac{\beta_1}{-\beta_2} = -\frac{n_2}{n_1}; \quad \text{d. h.} \quad \frac{\beta_1}{\beta_2} = \frac{n_2}{n_1}.$$

Die zusammenfallenden Bilder sind gleichgerichtet und verhalten sich umgekehrt wie das Brechungsvermögen der beiden Medien. Man bezeichnet diese Punkte als die Knotenpunkte des Systems.

b. Die Lichtbrechung in einem centrierten optischen System.

Wenn man ein optisches System hat, welches aus mehreren lichtbrechenden und durch Kugelflächen von einander getrennten Medien besteht, so kann man die Lichtbrechung in demselben berechnen, indem man das Bild, welches von der ersten brechenden Fläche entworfen ist, als den Gegenstand für die zweite betrachtet, das Bild der zweiten als

---

[1]) $\frac{f_2}{F_2} = \frac{f_1}{f_1 - F_1}$; $f_2 = \frac{F_2 f_1}{f_1 - F_1} = \frac{F_2}{1 - \frac{F_1}{f_1}}$; wenn $f_1 = 0$ so wird $f_2 = \frac{F_2}{1 - \infty} = 0$.

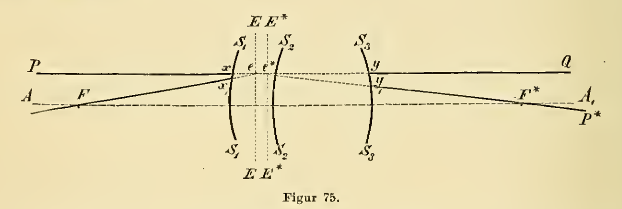
den Gegenstand der dritten, u. s. w., und solcher Art ohne besondere Schwierigkeit schliesslich Grösse und Lage des letzten Bildes berechnen. Allerdings werden aber die Formeln schon bei einer mässigen Zahl brechender Flächen bald sehr weitläufig.

Hier kommt es uns nur darauf an, einige allgemeine Gesetze zu beweisen, welche für jede beliebige Zahl brechender Flächen gültig sind, was uns für das Auge desto wichtiger ist, da dieses in den verschiedenen Schichten der Krystalllinse unendlich viele brechende Flächen enthält, die Rechnung auf dem angedeuteten Wege also doch nicht zu Ende zu führen sein würde.

Unter diesen Gesetzen ist folgendes das wichtigste: auch bei einem centrierten System gilt, was wir von einem einfachen optischen System gesehen haben, nämlich, dass jeder Lage des Objekts nur eine Lage des Bildes entspricht.

Wenn parallele Strahlen gegen ein centriertes System fallen, müssen sie natürlich durch dasselbe zu einem Brennpunkt zusammengebrochen werden, und ebenso muss ein Punkt sich finden, der so beschaffen ist, dass die von ihm ausgehenden Strahlen nach der Brechung parallel sind. Jener ist der hintere, dieser der vordere Brennpunkt.[1])

Sei AA_1 (Fig. 75) die Axe des Systems und seien die Kreisbogen S_1, S_2 .... S_3 die Schnitte der brechenden Flächen mit der Ebene der Zeichnung. Das erste Medium haben wir uns links von S_1, das letzte rechts von S_3 zu denken. Die Punkte F und F^* seien die Brennpunkte.



Figur 75.

Wir denken uns einen einfallenden Strahl Px parallel der Axe. Diesem muss als gebrochener im letzten Medium ein Strahl entsprechen, dessen Richtung notwendig durch den hinteren Brennpunkt F^* geht (wie dieser Strahl innerhalb des Systems geht, bleibt uns ganz gleichgültig). Die Richtung des gebrochenen Strahls muss natürlich die Richtung des einfallenden Strahles irgendwo schneiden. Es sei dies im Punkte e^*.

Wir denken uns weiter die fortgesetzte Richtung des einfallenden Strahles in dem letzten Medium. Als einfallender Strahl muss im ersten Medium diesem ein Strahl entsprechen, der durch den vorderen Brennpunkt F geht. Auch dieser Strahl muss sich, wenn er nach rechts verlängert wird, mit der Richtung des entsprechenden Strahles im ersten Medium irgendwo schneiden, z. B. im Punkte e.

Gegen den Punkt e konvergieren also die Strahlen Px und Fx_1 im ersten Medium, gegen den Punkt e^* die Strahlen Qy und F^*y_1 im letzten. Es ist also e der leuchtende Punkt und e^* der Bildpunkt.

Legt man durch diese beiden Punkte zwei zur Axe senkrechte Ebenen, so hat nach dem schon Bemerkten natürlich jeder Punkt in der Ebene e sein Bild in der Ebene e^*, und zwar befindet sich dieses Bild auf derselben Seite von der Axe und in derselben Entfernung von ihr als der Lichtpunkt, kurz ein Objekt, das sich in der Ebene e befindet, hat sein gleichgrosses und gleichgerichtetes Bild in der Ebene e^*.

Diese beiden Ebenen heissen Hauptebenen und die Punkte, an welchen sie die optische Axe des Systems schneiden, Hauptpunkte.

---

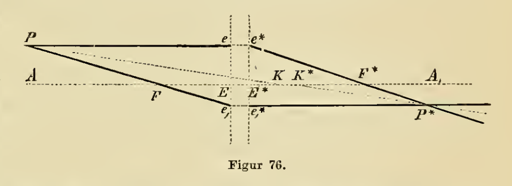
[1]) Die folgende Darstellung schliesst sich an Fick's Wiedergabe von C. Neumann's Abhandlung über die Haupt- und Brennpunkte eines Linsensystems an.

Wie ohne Schwierigkeit ersichtlich ist, entsprechen diese Hauptpunkte genau dem Hauptpunkt in einem einfachen optischen System; bei einem solchen findet sich nur der Unterschied, dass die beiden Hauptpunkte nicht getrennt sind, sondern zusammenfallen.

Von den Hauptpunkten werden im allgemeinen alle Entfernungen gerechnet, und zwar betreffend den einfallenden Strahl vom ersten Hauptpunkt und betreffend den gebrochenen vom zweiten Hauptpunkt.

Nun kann man zeigen, dass dieselbe Relation zwischen Objekt und Bild, die wir oben bei dem einfachen optischen System kennen gelernt haben, auch für centrierte Systeme gültig ist.

Sei AA_1 (Fig. 76) die Axe des Systems, E und E^* seine Hauptpunkte, F und F^* seine Brennpunkte. Es sei ferner P ein beliebig gewählter leuchtender Punkt. Unter den von ihm ausgehenden Strahlen geht einer durch den ersten Brennpunkt, und seine Richtung schneidet die erste Hauptebene in dem Punkte e_1. Dieser Punkt hat sein Bild in der zweiten Hauptebene und in gleicher Entfernung von der Axe $e_1{}^*$. Die Richtung des gebrochenen Strahles muss also durch den Punkt e^* gehen und übrigens mit der Axe parallel sein, da der einfallende Strahl Pe_1 durch den ersten Brennpunkt geht. Der nach F im ersten Medium gerichtete Strahl wird also im letzten Medium von dem nach $e_1{}^*$ gerichteten mit der Axe parallelen Strahl $e_1{}^* P^*$ entsprochen, und auf diesen Strahl fällt das Bild des Punktes P, wenn homocentrisches Licht nach der Brechung homocentrisch bleibt.



Figur 76.

Folgen wir, um den Schnittpunkt zu finden, dem von P ausgehenden, mit der Axe parallelen Strahl Pe: seine Fortsetzung in das letzte Medium geht natürlich durch den hintern Brennpunkt F^* und schneidet die Richtung des einfallenden Strahles in der ersten Hauptebene im Punkt e^*, welcher das Bild des Punktes e ist, in welchem der von P ausgehende Strahl die erste Hauptebene schneidet.

In der Figur 76 sind die Dreiecke Fe_1E und Pe_1e sowie die Dreiecke $E^*e^*F^*$ und $e_1{}^*e^*P^*$ einander ähnlich. Wenn $eP = f_1$, $e_1{}^*P^* = f_2$, $FE = F_1$ und $E^*F^* = F_2$, erhalten wir also

$$\frac{e_1 E}{e_1 e} = \frac{F_1}{f_1} \text{ und } \frac{e^* E^*}{e^* e_1{}^*} = \frac{F_2}{f_2}.$$

Addiert man die beiden Gleichungen zueinander, so ergiebt sich

$$\frac{e_1 E}{e_1 e} + \frac{e^* E^*}{e_1{}^* e^*} = \frac{F_1}{f_1} + \frac{F_2}{f_2}.$$

Da nun aber $e_1 e = e_1{}^* e^*$ und $eE = e^* E^*$, so ist die Summe der im ersten Membrum enthaltenen Quantitäten $= 1$, und wir erhalten also

$$\frac{F_1}{f_1} + \frac{F_2}{f_2} = 1 \quad \text{— — — — — — — — — — — — — — 13)},$$

welche Gleichung in ganz derselben Weise wie die früher gefundene Gleichung (8) den Ort des Bildes in seiner Abhängigkeit vom Ort des Objekts angiebt. In beiden Fällen werden die Entfernungen in derselben Weise von den Hauptpunkten des Systems gerechnet.

Bezeichnet man die Grösse eines in A gegen die Axe senkrecht gestellten Objekts $AP = Ee = E^*e^*$ mit β_1 und die Grösse des entsprechenden Bildes, $A_1P^* = E^*e^*_1 = Ee_1$, mit β_2, so erhält man

$$-\frac{\beta_1}{\beta_2} = \frac{f_1 - F_1}{F_1} = \frac{F_2}{f_2 - F_2}.$$

Da die Summe der Dividenden, durch die Summe der Divisoren zweier gleicher Quotienten dividiert, einen ihnen gleichen Quotienten ergiebt, so erhalten wir noch

$$-\frac{\beta_1}{\beta_2}=\frac{F_2+f_1-F_1}{F_1+f_2-F_2}=\frac{f_1+(F_2-F_1)}{f_2-(F_2-F_1)} \quad 14).$$

Diese Gleichung sagt uns, dass, wenn wir von jedem Hauptpunkte aus eine gleiche Distanz (F_2-F_1) auf der Axe des Systems abtragen in der Richtung nach welcher die Strahlen gehen, so erhalten wir zwei Punkte K und K^*, welche so beschaffen sind, dass sich das Objekt zum entsprechenden Bild wie der Abstand des Objekts von K zum Abstande des Bildes von K^* verhält.

Diese Punkte stellen die Knotenpunkte des Systems dar und entsprechen dem zu einem einzigen reducierten Knotenpunkte in dem einfachen optischen Systeme. Auch in der Beziehung, dass diese Punkte konjugiert sind, stimmen sie mit den Knotenpunkten des einfachen Systems überein. Wenn wir nämlich in der Gleichung (13) statt f_1 den Wert $-(F_2-F_1)$ einsetzen, was bedeutet, dass der Objektpunkt um eine Strecke (F_2-F_1) hinter dem Hauptpunkt liegt, so erhalten wir

$$-\frac{F_1}{F_2-F_1}+\frac{F_2}{f_2}=1;$$

woraus $f_2=F_2-F_1$.

In der Figur sind nach der Gleichung (14) die Dreiecke PKA und $P^*K^*A_1$ ähnlich und also die Winkel, welche die Linien PK und P^*K^* mit der Axe bilden, gleichgross. Also hat ein Strahl, der im ersten Medium gegen den ersten Knotenpunkt gerichtet ist, seine Fortsetzung im letzten Medium in einem ihm parallelen und gegen den zweiten Knotenpunkt gerichteten Strahl.

In jedem centrierten optischen System haben wir also folgende, für dieses charakteristische und dasselbe charakterisierende Punkte:

1. Die beiden Brennpunkte. Die Strahlen, welche durch den ersten Brennpunkt gehen, werden nach der Brechung mit der Axe des Systems parallel. Die Strahlen, welche vor der Brechung der Axe parallel sind, gehen nach der Brechung durch den zweiten Brennpunkt.

2. Die beiden Hauptpunkte sind konjugierte Punkte, welche so beschaffen sind, dass, wenn durch dieselben je eine Ebene senkrecht gegen die optische Axe gelegt wird, das Bild eines in der ersten Hauptebene befindlichen Objektes in die zweite Hauptebene fällt und gleichgross und gleichgerichtet als das Objekt ist.

3. Die beiden Knotenpunkte sind ebenfalls konjugierte Punkte; ein Strahl, welcher im ersten Medium gegen den ersten Knotenpunkt gerichtet ist, ist im letzten Medium seiner ursprünglichen Richtung parallel und gegen den zweiten Knotenpunkt gerichtet.

Wie unter Anwendung dieser Konstanten die Lage und Grösse eines von einem centrierten System entworfenen Bildes konstruiert werden können, ist aus der Figur 76 ohne weiteres ersichtlich. Für ein einfaches optisches System ist nur zu beachten, dass die beiden Hauptpunkte im Vertex und die beiden Knotenpunkte im Centrum der brechenden Fläche zusammenfallen.

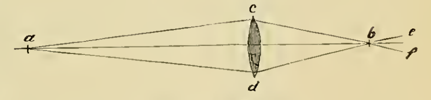
Wie die Haupt-, Brenn- und Knotenpunkte eines aus zwei anderen zusammengesetzten centrierten Systems zu finden sind, kann hier nicht dargestellt werden. Hier sei nur die Aufmerksamkeit auf einen daraus her-

zuleitenden Satz gelenkt, der zur Vereinfachung mancher Betrachtungen dienen kann. Dieser Satz sagt, dass wir in einem System von brechenden Kugelflächen uns an jeder brechenden Fläche eine unendlich dünne, durch koncentrische Kugelflächen begrenzte Schicht von beliebigem Brechungsvermögen eingeschoben denken können, ohne die Brechung dadurch zu ändern.

Da, wie wir gesehen haben, die Resultate der Brechung in einem optischen Systeme, was Grösse und Lage der Bilder betrifft, nur von der Lage der Brennpunkte und Hauptpunkte (oder Knotenpunkte) abhängen, so kann man ohne Änderung der Lage und Grösse der Bilder zwei optische Systeme für einander substituieren, deren Brennpunkte und Hauptpunkte dieselbe Lage haben. Da das Verhältnis des Brechungsvermögens des ersten und letzten Mediums nicht geändert werden kann, ohne das Verhältnis der Hauptbrennweiten zu einander zu ändern (vgl. Gleichung 9), wollen wir voraussetzen, dass das erste und letzte Medium bei einer solchen Substitution ungeändert bleiben. Dann braucht nur die eine Hauptbrennweite und der Abstand der Hauptpunkte von einander in dem einen System gleich den entsprechenden Grössen des anderen gemacht zu werden, um die beiden Systeme für einander substituieren zu können.

c. Linsen.

Eine besondere Betrachtung erfordern noch die sog. Linsen, d. h. optische Systeme, bei welchen das erste und letzte Medium identisch sind, beide ein kleineres Brechungsvermögen haben als das mittlere Medium und der Abstand der brechenden Flächen kleiner ist als die Krümmungsradien.



Figur 77. Sammellinse.

In Linsen sind, wegen der Identität des ersten und letzten Mediums, die Hauptbrennweiten gleichgross, und die Gleichung (13) reduciert sich also, da $F_1 = F_2 = F$ ist, zu

$$\frac{1}{f_1} + \frac{1}{f_2} = \frac{1}{F} \qquad 15),$$

welches die gewöhnliche Linsenformel darstellt.

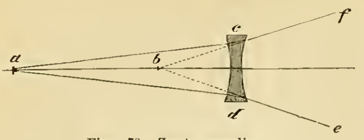
Bei den Linsen fallen ferner die Hauptpunkte mit den Knotenpunkten zusammen.

Als optisches Centrum der Linse bezeichnet man den Punkt, dessen Bilder die beiden Knotenpunkte sind. Es liegt in der optischen Axe, und seine Entfernungen von den beiden Flächen verhalten sich zueinander wie die Radien dieser Flächen.

Es ist einleuchtend, dass die Lichtbrechung in einer Linse um so stärker ist, je kürzer ihre Brennweite; die brechende Kraft der Linse ist also der Brennweite umgekehrt proportional: $\frac{1}{F}$.

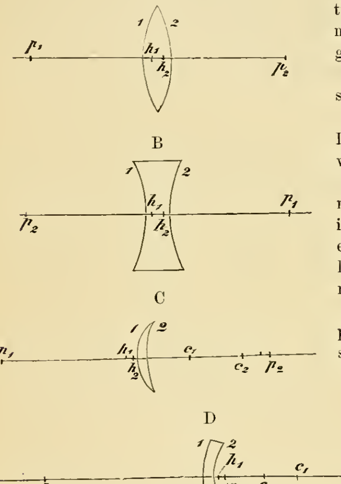
Als Einheit der brechenden Kraft einer Linse benutzt man diejenige Linse, welche eine Brennweite von 1 m hat, und nennt diese Kraft

eine Dioptrie. Eine Linse von zwei Dioptrien hat also eine Brennweite von $^1/_2$ m, eine Linse von drei Dioptrien eine von $^1/_3$ m u. s. w.



Figur 78. Zerstreuungslinse.

Man unterscheidet Sammellinsen und Zerstreuungslinsen. Die Sammellinsen (Fig. 77) haben eine positive Brennweite, machen also parallel einfallende Strahlen konvergent und verengen sie in dem Brennpunkt; sie machen konvergente Strahlen noch konvergenter und divergente Strahlen weniger divergent oder auch konvergent, ersteres, wenn sie von einem Punkte jenseit des Brennpunkts divergieren, letzteres, wenn von einem solchen diesseit des Brennpunkts.



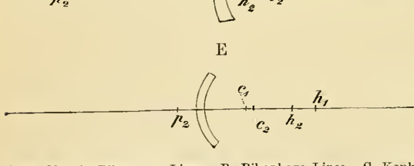
Die Zerstreuungslinsen (Fig. 78) haben eine negative Brennweite, machen parallel eintretende Strahlen divergent, divergente noch mehr divergent, konvergente weniger konvergent oder divergent.

Sammellinsen sind 1) alle bikonvexe Linsen und 2) konkavkonvexe Linsen gewisser Art.

Zerstreuungslinsen sind 1) alle bikonkave Linsen und 2) konkavkonvexe Linsen gewisser Art.

Wenn eine konkavkonvexe Linse nach dem Rande zu dicker ist, so ist sie immer eine Zerstreuungslinse. Damit sie eine Sammellinse sei, muss sie nach dem Rande hin dünner werden. Man darf aber beide Sätze nicht umkehren.

Die Lage der Brennpunkte und der Hauptpunkte dieser verschiedenen Arten von Linsen sind in den Figuren 79 A—E dargestellt.



Figur 79. A, Bikonvexe Linse. B, Bikonkave Linse. C, Konkavkonvexe Linse mit positiver Brennweite. D, Konkavkonvexe Linse mit negativer Brennweite. E, Konkavkonvexe Linse mit negativer Brennweite, welche nach dem Rande zu dünner wird. In allen Figuren bezeichnet p_1 den ersten, p_2 den zweiten Brennpunkt; h_1 den ersten, h_2 den zweiten Hauptpunkt; c_1 den Krümmungsmittelpunkt der ersten Fläche, c_2 denjenigen der zweiten Fläche.

Das Bild $\beta_2 = -\beta_1 \cdot \frac{F}{f_1 - F}$ ist bei einer Sammellinse immer umgekehrt, so lange $f_1 > F$. Wenn f_1 von ∞ bis F abnimmt, nimmt die Grösse des Bildes von 0 bis $-\infty$ ununterbrochen zu. Wenn das Objekt vom ersten Brennpunkt zum ersten Hauptpunkt fortrückt, wird das Bild aufrecht und nimmt von $+\infty$ bis zu einer dem Objekt gleichen Grösse ab.

Bei negativem f_1 ist das Bild aufrecht und kleiner als das Objekt, und während f_1 von 0 bis $-\infty$ rückt, nimmt das Bild bis auf 0 ab.

Bei Zerstreuungslinsen ist laut der Gleichung $\beta_2 = -\beta_1 \cdot \frac{-F}{f_1 + F}$ das Bild, so lange f_1 positiv ist, aufrecht und nimmt, wenn f_1 von $+\infty$ bis 0 abnimmt, von 0 zu, bis es die Grösse des Objekts erreicht. Für negative Werte

von f_1, welche absolut kleiner als F sind, ist das Bild fortwährend aufrecht und nimmt bis $+\infty$ zu. Für negative Werte von f_1, welche absolut grösser als F sind, wird β_2 umgekehrt und nimmt von $-\infty$ bis 0 ab, während f_1 von dem hintern Brennpunkt bis $-\infty$ rückt.

Summierung von Linsen. Wenn zwei Linsen, bei denen der Abstand zwischen dem hinteren Hauptpunkt der ersten Linse und dem vorderen Hauptpunkt der zweiten vernachlässigt werden kann, zusammenwirken, so findet sich der gemeinsame Brennpunkt des Systems durch folgende Rechnung:

Es sei

$$\frac{1}{f_1}+\frac{1}{f_2}=\frac{1}{F} \quad 16)$$

die Gleichung der ersten Linse, und

$$\frac{1}{\varphi_1}+\frac{1}{\varphi_2}=\frac{1}{\Phi} \quad 17)$$

die der zweiten Linse.

Die Strahlen, welche parallel gegen die Linse (16) fallen und in F zusammengebrochen werden, werden von der Linse (17) zu dem Brennpunkt des zusammengesetzten Systems Ψ gebrochen; dieser Punkt wird erhalten, wenn wir in der Gleichung (17) $\varphi_1 = F$ setzen. Wenn (1) eine Sammlungslinse ist, so wird natürlich F mit negativem Vorzeichen einzuführen sein. Es wird also

$$-\frac{1}{F}+\frac{1}{\Psi}=\frac{1}{\Phi};$$

$$\frac{1}{\Psi}=\frac{1}{\Phi}+\frac{1}{F}.$$

Da ja $\frac{1}{F}$ und $\frac{1}{\Phi}$ die brechende Kraft der betreffenden Linsen bezeichnen, so geht hervor, dass die brechende Kraft des ganzen Systems gleich der Summe der brechenden Kräfte der beiden ursprünglichen Systeme ist.

§ 2. Die optischen Konstanten des Auges.

Das Auge stellt ein sehr kompliciertes centriertes System dar und enthält eine grosse Anzahl lichtbrechender Medien, welche durch annähernd kugelige Flächen voneinander getrennt sind. Diese Medien sind von vorn nach hinten: 1) die Thränenflüssigkeit, 2) die Hornhaut, 3) die wässerige Flüssigkeit, 4) die aus sehr vielen Schichten verschiedener Brechbarkeit zusammengesetzte Linse, 5) der Glaskörper.

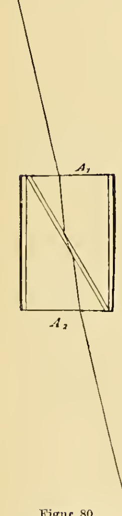
Um dem Gange der Lichtstrahlen im Auge folgen zu können, müssen wir bestimmen: 1) das Brechungsvermögen der verschiedenen Augenmedien, 2) die Radien der brechenden Oberflächen, 3) die Entfernung der verschiedenen brechenden Flächen voneinander.

Zur Bestimmung des Brechungsvermögens der Augenmedien benutzt man nunmehr hauptsächlich das Refraktometer von Abbe. In diesem Instrumente sind zwei rechtwinklige Glasprismen (A_1 A_2 Fig. 80) mit den Hypotenusenflächen aneinander gelegt. Zwischen diese Flächen wird ein Tropfen der zu untersuchenden Substanz gebracht und dann untersucht, unter welchem Winkel totale Reflexion eintritt. Diese tritt für Licht, das sich in einem stärker brechenden Medium bewegt, dann ein, wenn das Brechungsgesetz (Gleichung [2], II, S. 165) erfordern würde, dass Sin $\alpha > 1$ wurde, was der Sinus eines reellen Winkels nicht kann. Die Grenze ist also gegeben, wo Sin $\beta = \frac{n_2}{n_1}$. In Abbe's Instrument wird dieser Winkel gemessen.

Die folgende Tabelle enthält nach HELMHOLTZ eine Übersicht über die von verschiedenen Autoren gefundenen Werte für das Brechungsvermögen der verschiedenen Medien im menschlichen Auge; die letzte Spalte bringt die bei den Berechnungen gewöhnlich benutzten Werte.

Hornhaut	1.330 — 1.357	
Wässerige Feuchtigkeit	1.335 — 1.356	1.3365
Glaskörper	1.336 — 1.357	1.3365
Krystalllinse, äussere Schicht	1.338 — 1.474	
Krystalllinse, mittlere Schicht	1.352 — 1.478	1.4371
Krystalllinse, Kern	1.390 — 1.481	

Wie aus dieser Zusammenstellung hervorgeht, hat die Linse in ihren verschiedenen Schichten ein verschiedenes Brechungsvermögen, und zwar nimmt dasselbe von aussen nach innen zu. Infolgedessen werden die Brennweiten der Linse kleiner und also ihre brechende Kraft grösser als sie sein würde, wenn die ganze Linse das Brechungsvermögen ihres Kerns hätte (LISTING).



Figur 80. Abbé's Refraktometer. Schema.

Um diesen Satz zu beweisen, denken wir uns die Krystalllinse nach ihrer natürlichen Schichtung zerlegt in den Kern, der eine fast kugelige bikonvexe positive Linse darstellt, und in die einzelnen ihn umschliessenden Schichten, deren der Augenaxe zunächst gelegenen Theile konkavkonvexen, nach dem Rande hin dickeren Linsen entsprechen.

Da nun (vgl. II, S. 173) die Brechung in einem optischen System nicht geändert wird, wenn wir unendlich dünne, durch koncentrische Kugelflächen begrenzte Schichten eines beliebigen brechenden Mediums an beliebiger Stelle eingeschoben denken, so können wir uns zwischen je zwei Linsenschichten eine unendlich dünne Schicht Kernsubstanz eingeschaltet denken, und also alle übrigen Linsenschichten als in Kernsubstanz eingebettet betrachten. Da die einzelnen Linsenschichten nach dem Äquator der Linse hin dicker werden, so haben sie die Form von Konkavlinsen, welche eine negative Brennweite haben, wenn, wie bei Glaslinsen in Luft, die Linse aus stärker brechender Substanz besteht. In unserem Falle aber ist es umgekehrt. Die in Kernsubstanz eingebetteten Linsenschichten würden ein schwächeres Brechungsvermögen als die Kernsubstanz haben und deshalb wie Sammellinsen auf das in Kernsubstanz eingetretene Licht wirken. Daraus folgt, dass sie dieses Licht, ehe es die Hinterfläche der Krystalllinse erreicht, konvergenter machen müssen, als es ohne ihre Anwesenheit in der aus Kernsubstanz gebildeten Linse geworden wäre. Somit wird es auch konvergenter die Linse verlassen, und eher in deren Axe zur Vereinigung kommen, als es durch eine ganz aus Kernsubstanz bestehende ungeschichtete Linse geschehen wäre.

Es ist also unrichtig, die Krystalllinse durch eine homogene Linse ersetzen zu wollen, welche die Form und das mittlere Brechungsvermögen derselben hätte; im Gegenteil muss einer solchen Linse ein höheres Brechungsvermögen (Totalindex) als das ihrer dichtesten Teile beigelegt werden.

Bei der Berechnung der Lichtstrahlen im Auge werden wir nach HELMHOLTZ die Krystalllinse von einer homogenen Linse mit dem Brechungsvermögen 1.4371 ersetzt denken.

Das zu lösende Problem wird durch diese Vereinfachung wesentlich erleichtert, und wir können in der That das optische System des Auges als aus zwei verhältnismässig einfachen Systemen zusammengesetzt behandeln. Das erste System besteht aus 1) Luft, 2) Hornhaut, 3) wässeriger Flüssigkeit, das zweite aus 1) wässeriger Flüssigkeit, 2) Krystalllinse, 3) Glaskörper.

Das System der Hornhaut kann noch vereinfacht werden, weil die Hornhaut sehr dünn ist, fast gleichgekrümmte Flächen hat und ihr Brechungsvermögen nur wenig das der wässerigen Feuchtigkeit übertrifft. Nach dem schon Ausgeführten können wir uns vor der Hornhaut eine unendlich dünne Schicht wässeriger Feuchtigkeit ausgebreitet denken, ohne dass die Brechung im System dadurch verändert wird, und wir haben sogar in den Thränen eine solche Schicht, deren Brechungsvermögen übrigens sich wenig von dem der wässerigen Flüssigkeit unterscheidet. Unter solchen Umständen können wir die Hornhaut selbst als eine uhrglasförmige Linse betrachten, welche in wässerige Feuchtigkeit eingesenkt ist. Eine solche Linse verändert den Gang der Lichtstrahlen nicht merklich. Nach einer Berechnung von HELMHOLTZ würde die Brennweite der in wässeriger Feuchtigkeit befindlichen Hornhaut gleich — 8.7 Meter sein, eine Grösse, welche in Bezug auf die Dimensionen des Auges als unendlich betrachtet werden kann.

Das erste lichtbrechende System reduciert sich also auf ein einfaches optisches System aus zwei Medien: 1) Luft und 2) wässeriger Feuchtigkeit.

Um den Gang der Lichtstrahlen im Auge berechnen zu können, brauchen wir daher nebst den schon besprochenen Brechungsindices nur die folgenden Quantitäten zu bestimmen: 1) den Krümmungshalbmesser der Hornhaut, 2) den Abstand der vorderen Linsenfläche von dem Scheitel der Hornhaut, 3) den Krümmungshalbmesser der vorderen Linsenfläche, 4) die Dicke der Linse, 5) den Krümmungshalbmesser der hinteren Linsenfläche.

Die Messung dieser Quantitäten wurde am lebenden Auge zuerst von HELMHOLTZ mittelst eines zu diesem Zwecke besonders konstruierten Instrumentes, des Ophthalmometers, ausgeführt. Mit diesem und anderen zu demselben Zwecke gebauten Apparaten misst man die Grösse des durch Spiegelung in den verschiedenen Kugelflächen entworfenen Bildes eines Gegenstandes von bekannter Länge. Bei konstanter Entfernung des Gegenstandes ist das Bild um so grösser, je grösser der Krümmungshalbmesser ist.

Der Raum erlaubt es nicht, von den von verschiedenen Autoren konstruierten Ophthalmometern hier eine Beschreibung zu geben, besonders da eine solche ohne eine eingehende Darstellung der Theorie des Instrumentes von keinem eigentlichen Nutzen sein würde.

Einige von verschiedenen Autoren gefundenen Werte für die hier in Frage kommenden Quantitäten sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt:

Krümmungshalbmesser der vorderen Hornhautfläche . .	6.852 — 8.154
Abstand der vorderen Linsenfläche von dem Hornhautscheitel	2.900 — 4.024

Abstand der hinteren Linsenfläche von dem Hornhautscheitel	6.844 — 7.647
Krümmungshalbmesser der vorderen Linsenfläche . . .	7.860 — 11.9
Krümmungshalbmesser der hinteren Linsenfläche . . .	5.13 — 7.601

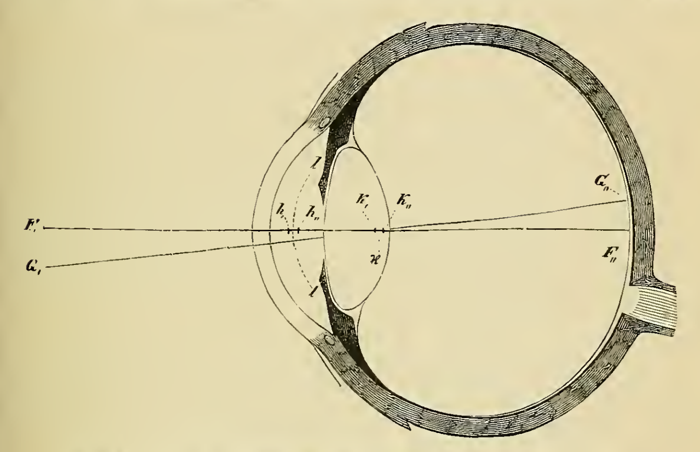
Moser war der erste, der (1844) die theoretischen Arbeiten von Gauss und Bessel auf das Auge anwendete und auf Grund derselben die Lage der beiden Knotenpunkte berechnete. Etwas später gab Listing neben einer vollständigen Theorie eine Berechnung der Zahlenwerte nach den besten bis dahin ausgeführten Messungen. Seit dieser Zeit bezeichnet man als schematisches Auge ein Auge, dessen optische Konstanten nach den vorhandenen Bestimmungen etwa den Mittelwerten entsprechen. In der folgenden Tabelle sind die Konstanten für zwei schematische Augen enthalten, die von Helmholtz auf Grund neuerer Messungen berechnet worden sind. Als Ort der verschiedenen Punkte und Flächen ist immer ihre Entfernung, in Millimetern, vom Hornhautscheitel angegeben, und zwar nach hinten positiv gerechnet, nach vorn negativ.

Angenommen:	Helmholtz I	Helmholtz II
Brechungsvermögen des Kammerwassers und des Glaskörpers	$\frac{103}{77}$	1.3365
Totales Brechungsvermögen der Krystalllinse .	$\frac{16}{11}$	1.4371
Krümmungsradius der Hornhaut	8.0	7.829
Krümmungsradius der vorderen Linsenfläche .	10.0	10.0
Krümmungsradius der hinteren Linsenfläche .	6.0	6.0
Ort der vorderen Linsenfläche	3.6	3.6
Ort der hinteren Linsenfläche	7.2	7.2
Berechnet:		
Hornhaut: vordere Brennweite	23.692	23.266
Hornhaut: hintere Brennweite	31.692	31.095
Linse: Brennweite	43.707	50.617
Hintere Brennweite des Auges . . .	19.875	20.713
Vordere Brennweite des Auges . . .	14.858	15.498
Ort des I. Hauptpunktes	1.9403	1.753
Ort des II. Hauptpunktes	2.3563	2.106
Ort des I. Knotenpunktes	6.957	6.968
Ort des II. Knotenpunktes	7.373	7.321
Ort des vorderen Brennpunktes . .	— 12.918	— 13.745
Ort des hinteren Brennpunktes . .	22.231	22.819

In Figur 81 sind diese Werte in einem bei etwa dreimaliger Vergrösserung gezeichneten Durchschnitt eines menschlichen Auges eingetragen. Wir sehen, dass die Hauptpunkte ($h_{,} h_{,,}$) etwa in der Mitte der vorderen

Kammer und die Knotenpunkte ($k_{,}k_{,,}$) in dem hinteren Teil der Krystalllinse liegen. Der hintere Brennpunkt ($F_{,,}$) fällt auf die Netzhaut.

Vermittelst dieser Kardinalpunkte lässt sich in der früher dargestellten Weise der Weg eines gegebenen einfallenden Strahles nach der letzten Brechung finden; ebenso der Ort eines beliebigen in der Nähe der Axe befindlichen Punktes. Da übrigens die beiden Hauptpunkte, wie auch die beiden Knotenpunkte einander sehr nahe liegen (bei den S. 178 berechneten Augen ist der betreffende Abstand 0.416 bezw. 0.353 mm), so kann man für viele Zwecke die beiden Hauptpunkte, wie auch die beiden Knotenpunkte in je einen Punkt zusammenschmelzen lassen, und hierdurch wird das Auge zu einem einfachen optischen System reduciert. In diesem reducierten Auge liegt der einfache Hauptpunkt (nach Listing's Schema) 2.345 mm hinter der Vorderfläche der Hornhaut und der einfache Knotenpunkt 0.476 mm vor der hinteren Linsenfläche. Von diesem Punkt wird durch den reducierten Hauptpunkt ein Kreisbogen (l, Fig. 81) gezogen



Figur 81. Die Lage der Kardinalpunkte im schematischen Auge. Nach Helmholtz.

(Krümmungshalbmesser: 5.125 mm): dieser stellt die vordere Begrenzungsfläche des Auges dar; vor ihr befindet sich Luft, hinter ihr wässrige Feuchtigkeit oder Glaskörper.

Wie aus der Tabelle S. 178 hervorgeht, ist die vordere Brennweite der Hornhaut (II. Auge) 23.3, die des ganzen Auges 15.5 und die Brennweite der Linse 50.6 mm. Hieraus geht die wichtige Thatsache hervor, dass die stärkste Brechung der Lichtstrahlen an der Hornhaut geschieht. Die Hornhaut ist also das Wichtigste der lichtbrechenden Augenmedien.

Unter Umständen und besonders bei hohem Alter trübt sich die Linse und wird undurchsichtig (grauer Staar). Um dem Auge das Sehvermögen wiederzugeben, entfernt man durch eine Operation die Linse. Nach dieser Operation ist die Brechkraft des nunmehr akkommodationslosen Auges um etwa zehn Dioptrieen geringer als vorher — bei sehendem normalem Auge eines älteren Menschen erhöht also die Linse die Brechkraft um etwa diesen Wert.

§ 3. Die Bilder auf der Netzhaut.

Die Grösse und Lage des Bildes in einem centrierten optischen System wird, wie wir gesehen haben, durch folgende Gleichung ausgedrückt $\beta_2 = -\frac{\beta_1 F_1}{f_1 - F_1}$. So lange also $f_1 > F_1$, ist das auf die Netzhaut fallende Bild eines äusseren Objekts umgekehrt und so lange $f_1 > 2F_1$ verkleinert; dies trifft immer zu, denn wir können mit dem lichtbrechenden Apparat des Auges Strahlen, die von einem näher dem Auge liegenden Punkt kommen, nicht auf der Netzhaut zu einem scharfen Bild vereinigen.

a. Direktes und indirektes Sehen.

Wenn wir einen Gegenstand mit dem Auge genau wahrnehmen wollen, so richten wir das Auge so, dass die Mitte des Objekts auf die Mitte der Centralgrube der Netzhaut abgebildet wird. Diese wird daher als Stelle des deutlichsten Sehens bezeichnet.

Die nervösen Elemente der Netzhaut erstrecken sich aber bis zu der Ora serrata retinae. Auch diese sind gegen Licht empfindlich und rufen bewusste Empfindungen hervor. Diese Empfindungen sind aber im Vergleich mit den Gesichtsempfindungen, welche wir von der Centralgrube erhalten, hinsichtlich ihrer Schärfe weniger deutlich und zwar in einem um so höheren Grade, je weiter nach der Seite von der Centralgrube die betreffende Netzhautstelle liegt.

Davon kann man sich durch einen sehr einfachen Versuch überzeugen. Man schliesse das eine Auge und richte das andere scharf auf irgend welches Objekt, ohne das Auge zu bewegen. Man findet dann, dass unter allen Gegenständen des Raumes nur das direkt fixierte und die demselben nächstliegenden deutlich erscheinen, während andere Gegenstände nur undeutlich hervortreten. Man nennt das Sehen mit den ausserhalb der Centralgrube liegenden Teilen der Netzhaut das indirekte Sehen.

Zur Untersuchung der peripheren Ausbreitung des Gesichtsfeldes benutzt man Instrumente, welche als Perimeter bezeichnet werden. Das Perimeter von Förster besteht aus einem an seiner Innenseite in Grade eingeteilten Halbkreis von etwa 35 cm Radius. Mit seiner Mitte ist dieser Halbkreis an einem Pfeiler befestigt und kann durch Drehung um seine hier befindliche Axe in verschiedene Meridiane eingestellt werden. Im Mittelpunkte des Halbkreises steht ein zweiter Pfeiler II, welcher eine Stütze für das Kinn trägt. Der Kopf wird nun so gehalten, dass sich das zu untersuchende Auge gerade gegenüber der Mitte des Kreisbogens befindet.

Der Pfeiler II trägt einen gebogenen Metalldraht, welcher an seinem freien Ende eine kleine weisse Scheibe trägt, die etwa in die Mitte des Kreisbogens gestellt wird. Das Auge fixiert diese Scheibe scharf und ohne sich zu bewegen. Während dessen führt man von der Mitte nach der Peripherie oder umgekehrt längs dem Kreisbogen eine andere kleine, weisse Scheibe: das Versuchsindividuum hat nun anzugeben, wann diese Scheibe verschwindet, bezw. wieder erscheint. Man annotiert sich die entsprechende Gradzahl am Kreisbogen des Perimeters und bestimmt nun die Ausdehnung des Gesichtsfeldes in demselben Meridian nach der anderen Seite. Dann wird der Perimeterbogen in einen anderen, um 10° entfernten Meridian gestellt und die Untersuchung in der schon beschriebenen Weise wiederholt.

Die Resultate dieser Bestimmungen werden in dazu hergestellte Schemata eingetragen, welche eine Menge von koncentrischen, den Gradzahlen am Perimeterbogen entsprechenden Kreisen sowie, von 10 zu 10 Graden, den Augenmeridianen entsprechenden Durchmessern enthalten. Für jeden Meridian werden die Grenzen des Gesichtsfeldes angegeben und die solcherart bestimmten Punkte durch gerade Linien verbunden. Die also erhaltene Perimeterkarte stellt das Gesichtsfeld dar, d. h. die Summe aller derjenigen Punkte des umgebenden Raumes, von welchen aus eine Erregung des nicht bewegten Auges stattfinden kann. Das Gesichtsfeld des Auges erstreckt sich weiter nach aussen als nach innen: dies ist von der Nase bedingt, welche bei geradeaus gerichtetem Blick einen Teil der Strahlen vom Auge ausschliesst.

Das indirekte Sehen hat für uns eine sehr grosse Bedeutung, denn durch dasselbe erhalten wir eine Vorstellung von dem Raum, in dem sich das direkt betrachtete Objekt befindet. Vor allem spielt es bei unseren Ortsveränderungen, insofern der Gesichtssinn uns dabei leitet, eine hervorragende Rolle. Wenn man das eine Auge schliesst, hat dies in dieser Hinsicht gar keinen Einfluss. Wenn wir aber zu gleicher Zeit ausserdem das indirekte Sehen des zweiten Auges ausschliessen, indem wir durch eine Röhre oder durch die zur Hälfte geschlossene Hand blicken, so sehen wir allerdings das direkt beobachtete Objekt ganz wie vorher; was sich sonst im Gesichtsfeld befand, ist jetzt verschwunden. Infolgedessen wird das Gehen beträchtlich erschwert, denn wir können nunmehr die uns begegnenden Hindernisse weder wahrnehmen, noch ihnen ausweichen. Ja sogar die Nahe-Arbeit, wie das Lesen, ist jetzt schwieriger als sonst, weil nur ein kleiner Teil der Schrift auf einmal gesehen werden kann.

b. Die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut.

Die Netzhaut besteht aus mehreren verschiedenen Elementen, welche teils nervöser Natur sind, teils als Stützsubstanz für die nervösen Gebilde dienen. Ramon y Cajal hat unlängst eine ausführliche Untersuchung vom Bau der Netzhaut veröffentlicht. Seine Hauptresultate lassen sich, insofern sie sich auf die nervösen Elemente beziehen, in folgender Weise kurz zusammenfassen (vgl. Fig. 82).

Die Stäbchenfasern *(b b)*, deren Körper nebst denen der Zapfen die äussere Körnerschicht bilden *(B)*, enden nach innen frei mit einem Knötchen, welches von den Endfasern der oberen Fortsätze bestimmter bipolarer Zellen *(C)* umsponnen wird. Diese Zellen nebst den entsprechenden für die Zapfen setzen die innere Körnerschicht *(E)* zusammen; ihr oberes Büschel ist vertikal. Unten setzt sich die bipolare Zelle auf eine Ganglienzelle auf *(n)* und umklammert sie mit fingerförmigen Zweigen. Diese Ganglienzellen bilden die sogen. Ganglienzellenschicht *(G)*.

Die Zapfenfaser *(a)* endet mit einer breiten Basis, von welcher basiläre kurze Fädchen ausgehen. Mit diesen treten die Fädchen von den Enden der für die Zapfen bestimmten bipolaren Zellen in Kontakt *(e)*; das obere Büschel dieser Zellen ist, im Gegensatz zu dem Büschel der für die Stäbchen bestimmten bipolaren Zellen, ganz flach. Der untere Fortsatz dieser Zellen endet in verschiedener Höhe in der inneren plexiformen Schicht *(F)* mit einer Endverästelung, welche mit den nach oben ziehenden Ästchen bestimmter Ganglienzellen zusammentrifft.

Von den Zellen der Ganglienzellenschicht gehen die Opticusfasern aus und bilden die innerste Schicht der Netzhaut, die Nervenfaserschicht *(H)*.

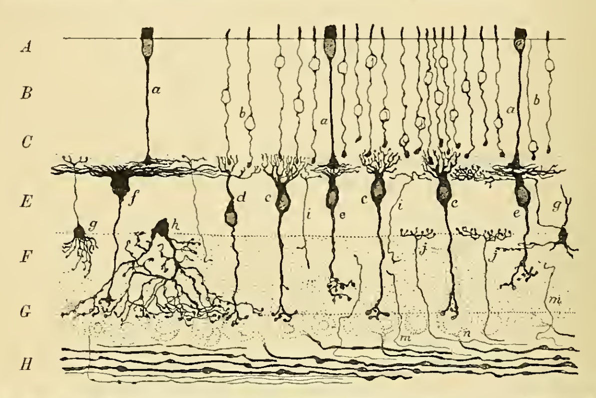
Die Ausdehnung der oberen Büschel der bipolaren Zellen *(E)*, sowohl derer, welche für die Stäbchen, als derer, welche für die Zapfen bestimmt sind, ist sehr verschieden. Im allgemeinen stehen mehrere Stäbchen oder Zapfen mit je einer der bipolaren Zellen

in Verbindung. Die Zapfen der Centralgrube setzen sich aber nur mit dem Büschel einer bipolaren Zelle in Kontakt.

Im Vergleich zu der Endverzweigung der Ganglienzellen *(G)* ist die der bipolaren Zellen sehr klein; infolgedessen müssen selbst die kleinsten Ganglienzellen mit einer relativ beträchtlichen Anzahl von bipolaren Zellen in Berührung treten.

Ausser diesen enthält die Netzhaut noch andere Zellen nervöser Natur, welche teils in der inneren Körnerschicht (äussere und innere horizontale Zellen), teils in der inneren plexiformen Schicht (amakrine Zellen, *h*) liegen. Erstere hätten nach Cajal die Aufgabe, bestimmte Gruppen von Stäbchen mit bestimmten anderen Gruppen, die in einer mehr oder weniger bedeutenden Entfernung von diesen liegen, in Beziehung zu bringen. Über die Bedeutung der amakrinen Zellen lässt sich zur Zeit nichts Bestimmtes sagen.

Endlich enthält die Netzhaut auch centrifugale Nervenfasern *(j)*.



Figur 82. Ein Schnitt durch die Netzhaut eines erwachsenen Hundes. Nach Cajal. *A*, Schicht der Stäbchen und Zapfen; *B*, Körper der Sehzellen (äussere Körnerschicht); *C*, äussere plexiforme Schicht; *E*, Schicht der bipolaren Zellen (innere Körnerschicht); *F*, innere plexiforme Schicht; *G*, Ganglienzellenschicht; *H*, Schicht der Opticusfasern. *a*, Zapfenfaser; *b*, Korn und Faser eines Stäbchens; *c*, bipolare Zelle mit aufsteigendem Büschel, zu den Stäbchen gehörig; *e*, bipolare Zelle mit flach ausgebreitetem Büschel, zu den Zapfen gehörig; *f*, riesige bipolare Zelle mit flach ausgebreitetem Büschel; *h*, diffuse amakrine Zelle, deren variköse Zweige meistenteils direkt auf den Ganglienzellen liegen; *i*, aufsteigende Nervenfasern; *j*, centrifugale Fasern; *g* und *g'*, besondere Zellen, welche sich selten imprägnieren; *n*, Ganglienzelle, welche den Endbüschel einer für die Stäbchen bestimmten bipolaren Zelle in sich aufnimmt; *m*, Nervenfaser, welche sich in der inneren plexiformen Schicht verliert; *p*, Nervenfaser der Opticusfaserschicht.

Welche von diesen Schichten der Netzhaut wird vom Licht primär erregt?

Die Nervenfaserschicht gewiss nicht, denn der Sehnerv ist ebensowenig als andere Nervenstämme durch Licht reizbar. Dies wird vor allem durch folgenden, zuerst von Mariotte (um 1665) ausgeführten Versuch nachgewiesen.

Wenn man das linke Auge schliesst, mit dem rechten das weisse Kreuz (Fig. 83) scharf fixiert und das Buch in einer Entfernung von etwa 25 cm vom Auge hält, so verschwindet der weisse Kreis gänzlich, und der schwarze Grund erscheint ohne Lücke. Es giebt also im Auge einen Fleck, welcher durch das Licht nicht erregbar ist; man nennt ihn den blinden Fleck.

Nun kann man durch Messung der scheinbaren Grösse des blinden Fleckes und seines scheinbaren Abstandes von dem Fixationspunkte des Auges zeigen, dass er genau

der Eintrittsstelle des Sehnerven entspricht, wo die Masse der Sehnervenfasern vom schwarzen Pigment unbedeckt, frei gegen die durchsichtigen Medien des Auges gekehrt ist. — Noch direkter geht die Unempfindlichkeit der Sehnervenfasern hervor, wenn man mittelst eines kleinen Spiegels das Licht von einer kleinen Flamme in das Auge wirft, und zwar so, dass es nur auf die Eintrittsstelle des Sehnerven fällt: das Versuchsindividuum hat dabei keine Lichtempfindung (Donders).

Der blinde Fleck ist so gross, dass in einer Entfernung von 1.7—2 m das Bild des Kopfes eines erwachsenen Menschen auf ihm Platz findet.

Dass nicht allein die Sehnervenfasern im Stamme der Sehnerven, sondern auch ihre Fortsetzungen, welche über die vordere Fläche der Netzhaut ausstrahlen, gegen Licht unempfindlich sind, kann aus folgendem geschlossen werden. Die Sehnervenfasern liegen, wie der Querschnitt Figur 82 zeigt, in mehreren Schichten übereinander. Wenn diese übereinander liegenden Nervenfasern durch Licht erregbar wären, so würde natürlich das Licht, welches eine bestimmte Stelle der Netzhaut trifft, zahlreiche Nervenfasern erregen, und da jede gereizte Nervenfaser ihre besondere Lichtempfindung hervorruft, würden wir hierbei nicht die Empfindung eines einzelnen leuchtenden Punktes, sondern von zahlreichen nebeneinander liegenden bekommen. Da dies nicht der Fall ist, so folgt, dass auch die Sehnervenfasern der Netzhaut nicht durch objektives Licht erregbar sind.



Figur 83.

Die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut muss also nach aussen von der Nervenfaserschicht, oder genauer nach aussen von den Blutgefässen der Netzhaut liegen, wie dies zuerst Purkinje durch einen berühmten Versuch nachgewiesen hat.

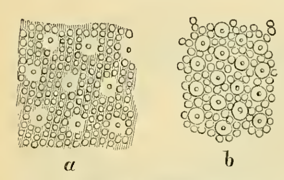
Wenn man mittelst einer Sammellinse von geringer Brennweite Licht auf die Sehnenhaut, so weit wie möglich von der Cornea entfernt, koncentriert und gleichzeitig gegen einen gleichmässig gefärbten, dunklen Hintergrund blickt, so tritt mit einemmal im Gesichtsfeld ein Netz baumförmig verästelter dunkler Gefässe znm Vorschein; dieses Netz ist nichts anderes als das Schattenbild der Gefässe der Netzhaut (Purkinje).

Der Gefässbaum (die Aderfigur) erscheint leichter, wenn die Beleuchtungslinse hin und her bewegt wird; er kann auch dadurch wahrgenommen werden, dass man auf einen dunklen Hintergrund blickt und unterhalb oder seitlich vom Auge ein brennendes Licht hin- und herbewegt.

Da das Schattenbild der Netzhautgefässe wahrgenommen werden kann, so folgt daraus, dass die Gefässe der Netzhaut vor dessen lichtempfindlicher Schicht verlaufen. Durch genaue Messungen hat H. Müller endlich gezeigt, dass die Entfernung zwischen den Gefässen und der lichtempfindlichen Schicht 0.17—0.36 mm beträgt. Die anatomischen Messungen haben ihrer-

seits für die Entfernung zwischen den Gefässen und den Stäbchen und Zapfen etwa 0.2—0.3 mm ergeben. Hieraus folgt mit der grössten Wahrscheinlichkeit, dass die letzteren Gebilde, die Stäbchen und Zapfen, gerade die lichtempfindlichen Teile der Netzhaut darstellen.

Warum tritt die Aderfigur nicht unter gewöhnlichen Umständen auf? Da das Gesichtsfeld immer von mehr oder weniger hellen Objekten gefüllt ist, muss die Pupille als eine leuchtende Scheibe betrachtet werden. Die Äste der Vena centralis retinae sind nur etwa 0.038 mm dick: bei einem Pupillendurchmesser von 4 mm wird der Kernschatten dieser Äste nur 0.17 mm lang sein und kann also die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut nicht erreichen. Der dabei entstehende Halbschatten bleibt immer an einem und demselben Orte, und die Gewöhnung an denselben macht, dass er nicht wahrgenommen wird. Bei der Wahrnehmung der Aderfigur in Purkinje's Versuch fällt dagegen der Schatten auf eine ungewöhnliche Stelle, die beleuchtete Stelle des Auges hat einen geringeren Durchmesser als die Pupille, was alles zum Hervortreten der Aderfigur beitragen muss. Wenn die Lichtquelle nicht bewegt wird, verschwindet die Aderfigur binnen kurzem, um bei Bewegung der Lichtquelle wieder zu erscheinen, da auch sonst bewegte Objekte, die sich successiv auf verschiedenen Stellen der Netzhaut abbilden, leichter als ruhende wahrgenommen werden.



Figur 84. Ansicht der Aussenfläche der Netzhaut des Menschen. Nach Max Schultze. *a*, Anordnung der Stäbchen (einfache kleine Kreise) und Zapfen (Doppelkreise) in den meisten Teilen der Netzhaut. *b*, Anordnung in der Umgebung der Macula lutea.

Dafür, dass die Zapfen- und Stäbchenschicht die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut darstellt, spricht auch der Umstand, dass sich die Netzhautschichten gegen die Centralgrube hin allmählich verdünnen, so dass im Centrum der Fovea eigentlich nur noch die Zapfenzellen vorhanden sind; diese stehen mit den übrigen nervösen Schichten der Netzhaut durch schräg verlaufende Zwischenglieder in Verbindung.

Wenn die Netzhaut von aussen betrachtet wird, so stellen die Stäbchen und Zapfen eine mosaikartige Oberfläche dar (Fig. 84). Auch dies zeigt, dass die Stäbchen und Zapfen die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut sind. Jedes durch das Auge wahrgenommene Objekt wird also nach der Lichtbrechung gewissermassen in ein verkleinertes Mosaikbild desselben verwandelt (vgl. II, S. 163).

c. Gesichtswinkel und Sehschärfe.

Wenn das Auge für den Abstand eines leuchtenden Punktes nicht eingestellt ist, so wird das von diesem Punkt ausgehende Licht vor oder hinter der Netzhaut zusammengebrochen, und auf der Netzhaut entsteht eine beleuchtete Kreisfläche (Zerstreuungskreis), deren Grösse ceteris paribus davon abhängt, wo die Strahlen vereinigt werden: geschieht dies ganz nahe der Netzhaut, vor oder hinter derselben, so ist der Zerstreuungskreis klein, je weiter von der Netzhaut der Brennpunkt der betreffenden Strahlen liegt, um so grösser ist natürlich der Zerstreuungskreis.

Alle Strahlen, die ausserhalb des Auges auf die durch die Hornhaut gesehene Pupille hinzielen, gehen nach der Brechung in der Hornhaut durch

die wirkliche Pupille und verlaufen im Glaskörper so, als kämen sie von dem Bilde der Pupille her, welches die Linse nach hinten zu entwirft. Die Grösse der Pupille ist also, unter sonst gleichen Umständen, für die Grösse der Zerstreuungskreise massgebend.

Für das für parallele d. h. von unendlicher Ferne kommende Strahlen eingestellte schematische Auge hat man unter Annahme einer Pupillenweite von 4 mm berechnet, dass der Zerstreuungskreis, wenn sich der leuchtende Punkt in 5 m Entfernung vom Auge befindet, nur 0.013 mm breit ist (die Breite der Zapfeninnenglieder beträgt 0.02 bis 0.04; vgl. unten). Je näher der leuchtende Punkt aber dem Auge kommt, um so grösser wird natürlich der Zerstreuungskreis, um so schneller nimmt sein Durchmesser zu, und wenn er zum vorderen Brennpunkt kommt, so werden die Strahlen nach der Brechung parallel und der Durchmesser des Zerstreuungskreises demjenigen der Pupille gleich.

Wie wir schon gesehen haben, kann die Lage des Netzhautbildes eines leuchtenden Punktes im schematischen Auge dadurch bestimmt werden, dass man vom Objektpunkt eine Gerade nach dem ersten Knotenpunkt und eine mit dieser parallelgehende Gerade vom zweiten Knotenpunkt nach der Netzhaut zieht. Im reducierten Auge fallen die beiden Knotenpunkte zusammen, und das Netzhautbild des leuchtenden Punktes liegt da, wo eine durch den Knotenpunkt gezogene Linie die Netzhaut trifft. Man bezeichnet diese Linien, durch welche der Ort des Bildes auf der Netzhaut bestimmt werden kann, als Richtungslinien.

Diejenige Richtungslinie, welche die Mitte eines äusseren Objekts mit dem Centrum der Centralgrube der Netzhaut verbindet, heisst die Gesichtslinie.

Die Richtungslinien erlauben uns, die Grösse des von dem Auge entworfenen Bildes eines äusseren Objektes zu bestimmen: zu diesem Zweck braucht man nur die den beiden Endpunkten des Objekts entsprechenden Richtungslinien zu ziehen. Durch eine solche Konstruktion können wir auch die Entfernung der Netzhautbilder von zwei gerade unterscheidbaren leuchtenden Punkten approximativ berechnen und also ein Mass für die Feinheit des Ortssinns unserer Netzhaut erhalten. Aus mehreren Gründen wird indes nicht dieses lineare Mass, sondern der Winkel benutzt, welchen die betreffenden Richtungslinien im ersten oder zweiten Knotenpunkt miteinander bilden. Man bezeichnet diesen Winkel als Gesichtswinkel.

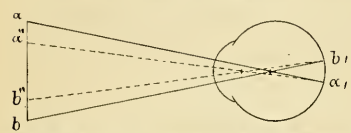
Ich habe hier, wie dies im allgemeinen der Fall ist, den Begriff des Gesichtswinkels absichtlich vereinfacht. Eigentlich wird der Gesichtswinkel durch die Kreuzung der Visierlinien gebildet.

Angenommen, wir haben zwei ungleich entfernte Punkte, *a* und *b*. Es sei das Auge für *a* eingestellt, dann entsteht auf der Netzhaut ein Zerstreuungskreis von *b*. Beim Visieren stellen wir das Auge so, dass das Bild von *a* gerade in die Mitte des Zerstreuungskreises von *b* fällt. Die beiden Punkte liegen nun in einer geraden Linie, welche durch das Centrum des von der Hornhaut entworfenen Bildes der Pupille geht. Man bezeichnet diese Linie als Visierlinie.

Der Winkel, den die nach den Endpunkten eines Objektes gezogenen Visierlinien einschliessen, stellt den wahren Gesichtswinkel dar, unter welchem das Objekt gesehen wird (Fig. 85). Denn wenn zwei in verschiedener Entfernung vom Auge befindliche Objekte unter gleichem Gesichtswinkel gesehen werden, so fallen die Netzhautbilder der

beiden Endpunkte des einen Objektes genau in die Mitte der den Endpunkten des zweiten Objektes entsprechenden Zerstreuungskreise. Die Richtung, in welcher wir unsere Gesichtsempfindungen nach aussen verlegen, wird also nicht durch die Richtungslinien, sondern durch die Visierlinien bestimmt. — Für sehr weit entfernte Objekte wird die Grösse des Gesichtswinkels, wie er oben definiert wurde, nicht merklich verändert; für naheliegende ist der Unterschied schon nachweisbar.

Nach einer alten Angabe von Hooke erscheinen zwei Sterne, deren scheinbare Entfernung weniger als 30 Sekunden beträgt, stets wie ein Stern, und von Hunderten kann kaum einer die beiden Sterne unterscheiden, wenn ihre scheinbare Entfernung weniger als 60 Sekunden beträgt. Spätere Forscher haben Werte erhalten, welche dementsprechend sich im allgemeinen zwischen 50 und 90 Sekunden bewegen.



Figur 85. Winkel der Richtungslinien (die ausgezogenen Linien) und der Visierlinien (die unterbrochenen Linien). Etwas übertrieben gezeichnet.

Claude du Bois-Reymond suchte zu ermitteln, wie viele gleichmässig verteilte Lichtpunkte (quincuncial geordnet) auf einer bestimmten Netzhautfläche unterschieden werden könnten. Seine Zahlen schwanken zwischen 13500 und 16300 pro Quadratmillimeter Fläche der Netzhautgrube. Rücken die Punkte näher zusammen, so fliessen sie zu einer gleichmässig hellen Fläche zusammen.

In Listing's schematischem Auge entspricht auf der Netzhaut ein Gesichtswinkel von 60 Sek. einem Abstand von 0.00438 mm. Nach den histologischen Messungen beträgt die Dicke der Zapfen im gelben Flecke 0.0054—0.0045 mm (Kölliker) bis 0.0036—0.0020—0.0015. Zählungen der Anzahl der Zapfen in der Netzhautgrube, welche von Salzer ausgeführt wurden, ergaben an Augen totgeborener Kinder 13200—13800 Zapfen für das Quadratmillimeter.

B E P F

L D Z T

F P D L

Figur 86. Probebuchstaben für die Bestimmung der Sehschärfe. Nach Snellen.

Die Grenze der Unterscheidungsfähigkeit zweier Punkte scheint also von dem Querschnitt der Zapfen in der Netzhautgrube abhängig zu sein: um gesondert aufgefasst werden zu können, müssen sich die beiden Punkte auf verschiedenen Zapfen abbilden. — Als konventionelles Mass für die Unterscheidungsfähigkeit des Auges oder, wie sie gewöhnlich bezeichnet wird, die Sehschärfe benutzt man das Vermögen, Buchstaben oder ähnliche Figuren unter einem Gesichtswinkel von 5 Minuten zu erkennen, wenn die Probeobjekte so konstruiert sind, dass dann die charakteristischen Einzelheiten unter einem Gesichtswinkel von 1 Minute gesehen werden (vgl. Fig. 86).

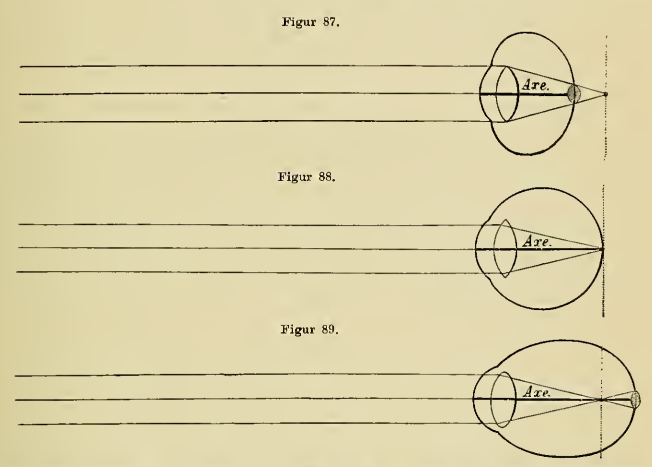
Wenn die Buchstaben unter einem geringeren Sehwinkel als 5 Minuten erkannt werden können, hat das Auge eine übernormale Sehschärfe. Dies trifft bei Individuen unter 20—22 Jahren sehr oft ein. Bei subnormaler Sehschärfe erkennt das Auge die Buchstaben erst bei einem grösseren Gesichtswinkel als 5°.

Sowohl aus rein optischen (vgl. unten § 5, f), wie auch aus physiologischen Gründen (vgl. II, S. 180) ist die Sehschärfe in den peripheren Theilen der Netzhaut viel geringer als in den centralen und wird um so geringer, je weiter peripher das Objekt abgebildet wird.

§ 4. Die statische Refraktion des Auges.

Die Gesetze der Lichtbrechung in einem optischen System ergeben, dass für jeden Ort des Objekts sich der Ort des Bildes verändert. Will man daher das durch eine konvexe Linse erzeugte Bild auf einem Schirm auffangen, so muss man für jede Lageveränderung des Objekts die Lage des Schirms verändern.

Man kann aber den Schirm unverrückt lassen, wenn man bei der Annäherung des Objekts eine entsprechend stärkere Linse nimmt, d. h. die Lichtbrechung im System erhöht. Dies ist im Auge realisiert. Durch die Akkommodation (siehe § 7) kann das Auge ein scharfes Bild des Objekts



Die statische Refraktion des Auges. Nach Cohn. Figur 87: Hypermetropisches Auge. Figur 88: Emmetropisches Auge. Figur 89: Myopisches Auge.

auf der Netzhaut entwerfen, auch wenn dieses seinen Ort innerhalb weiter Grenzen verändert.

Die Akkommodation erhöht die Lichtbrechung im Auge; bei Akkommodationsruhe hat die Lichtbrechung ihr Minimum.

Ein optisches System wird vor allem durch den Abstand des hinteren Brennpunktes charakterisiert, und bei der Untersuchung der Refraktion im akkommodationslosen Auge ist es daher in erster Linie von Bedeutung zu untersuchen, wie es sich in Bezug auf parallele Strahlen verhält. Von vornherein können wir in dieser Hinsicht die verschiedenen Augen in drei Hauptgruppen teilen, je nachdem in ihnen der Vereinigungspunkt paralleler Strahlen auf der Netzhaut, oder vor derselben oder hinter derselben liegt (Donders).

Unter diesen verschiedenen Arten ist die erste als normal zu betrachten und wird daher auch als emmetropisch bezeichnet (Fig. 88).

Augen der zweiten Art, bei welchen der Brennpunkt paralleler Strahlen vor die Netzhaut fällt, heissen myopisch, kurzsichtig, weil sie nur solche Lichtstrahlen, welche von einem in endlicher Entfernung vor dem Auge liegenden Punkt ausgehen, zu einem Punkt auf der Netzhaut zu vereinigen vermögen (Fig. 89).

Augen der dritten Art, bei welchen der Brennpunkt hinter die Netzhaut fällt, heissen hypermetropisch, übersichtig (Fig. 87). Damit ein solches Auge einfallende Strahlen zu einem Punkt auf der Netzhaut zu vereinigen vermag, müssen diese Strahlen schon konvergierend in das Auge fallen. Da nun in der Natur konvergierende Strahlen niemals vorkommen, ist es selbstverständlich, dass ein hypermetropisches Auge, wenn es keine Brille benutzt, nur durch Akkommodation es so weit bringen kann, dass es parallele oder divergente Strahlen auf die Netzhaut zusammenbrechen kann, kurz das hypermetropisehe Auge muss, um ohne Brillen sehen zu können, immer akkommodieren.

Unter den drei Arten von Augen ist das emmetropische Auge ohne jeden Zweifel das für seine Aufgabe am besten ausgerüstete, denn da, wie schon bemerkt, Strahlen welche von einem jenseits der 5 m liegenden Punkte ausgehen, in Bezug auf die Lichtbrechung im Auge als parallel aufgefasst werden können (vgl. II, S. 185), so kann das akkommodationslose emmetropische Auge ein deutliches Bild von allen jenseits der 5 m liegenden Objekte entwerfen. Das hypermetropische Auge kann sich durch die Akkommodation für weit entfernte, wie auch für nahe liegende Objekte einstellen. Das myopische Auge hat dagegen keine Möglichkeit, sich für entfernte Objekte einzustellen und muss von diesem Gesichtspunkte aus mindestens als das am wenigsten leistungsfähige aufgefasst werden.

Als Fernpunkt des Auges bezeichnet man denjenigen Punkt, von welchem aus Lichtstrahlen mit der geringsten Divergenz ausgehen, die von dem akkommodationslosen Auge noch bewältigt werden kann.

Beim emmetropischen Auge liegt der Fernpunkt natürlich in unendlicher Entfernung.

Der Fernpunkt des myopischen Auges liegt in einer endlichen Entfernung vor dem Auge.

Der Fernpunkt des hypermetropischen Auges liegt hinter dem Auge. Er stellt den Konvergenzpunkt derjenigen Strahlen dar, welehe nach der Brechung im akkommodationslosen Auge auf der Netzhaut vereinigt werden. Wir können daher auch sagen, dass das myopische Auge mit Hinsicht auf seinen Bau eine zu starke und das hypermetropische Auge eine zu schwache Lichtbrechung hat.

Durch zweckmässig gewählte Brillen können sowohl das myopische als das hypermetropische Auge dazu gebracht werden, dass sie parallele Strahlen auf der Netzhaut vereinigen. Stellt man vor ein myopisches Auge eine Zerstreuungslinse, welche den parallelen Strahlen dieselbe Richtung giebt, wie wenn sie von dem Fernpunkte kämen, so ist es deutlich, dass jetzt die Kombination Linse + Auge in Bezug auf parallele Strahlen ganz dasselbe wie ein emmetropisches Auge leistet.

Wenn wir vor ein hypermetropisches Auge eine Sammellinse hinstellen, welche parallele Strahlen in dessen Fernpunkt vereinigt, so muss die Kombination Linse + Auge auch hier einem emmetropischen Auge gleichzusetzen sein.

Als Grad der Myopie oder Hypermetropie bezeichnet man die brechende Kraft derjenigen Linse, welche notwendig ist, um das Auge emmetropisch zu machen. Wie ohne weiteres ersichtlich, fällt der Brennpunkt dieser Linse mit dem Fernpunkt des Auges zusammen, und der Grad der Myopie oder Hypermetropie wird also durch den reciproken Wert des Fernpunktabstandes vom Auge ausgedrückt.

Diese Korrektionslinse bezeichnet auch die statische Refraktion des Auges.

Um die statische Refraktion des Auges zu bestimmen, hat Donders eine Methode angegeben, nach welcher zu gleicher Zeit auch die Sehschärfe bestimmt wird. Das zu untersuchende Auge hat ein Probeobjekt zu erkennen, dessen Dimensionen so gering sind, dass eine Wahrnehmung desselben nur bei einem vollkommen scharfen Netzhautbild möglich ist. Dieses Objekt wird in einer solchen Entfernung aufgestellt, dass die von jedem Punkte desselben ausgehenden Strahlen als parallel aufgefasst werden können. Als Probeobjekt benutzt man die Snellen'sche Tabelle in 5 Meter Entfernung (vgl. S. 185).

Weil allein das hypermetropische Auge konvergente Strahlen zu einem Bilde auf der Netzhaut vereinigen kann, beginnt man die Untersuchung mit einer schwachen konvexen Linse: liest der Patient nun ebensogut oder besser als vorher, so ist er Hypermetrop; wird das Lesen erschwert, so ist er Myop oder Emmetrop. In diesem Falle prüft man eine konkave Linse: wird das Lesen jetzt erleichtert, so ist der Patient Myop, wenn nicht, ist er Emmetrop.

Bei der Hypermetropie geht man allmählich zu immer stärkeren konvexen Linsen über: die stärkste Linse, mit welcher der Patient noch deutlich zu lesen vermag, stellt den Grad der Hypermetropie dar, denn jetzt hat der Patient seine Akkommodation, so weit es ihm möglich ist, erschlafft. Es sei die Brennweite dieser Linse f cm; die Linse liegt aber nicht dicht an dem Auge, sondern befindet sich in einem Abstand von x cm vor ihm. Die Brennweite einer dicht ans Auge gestellten Linse, welche denselben Effekt hätte, ist daher $f-x$ cm und die Stärke der Linse, d. h. der Grad der Hypermetropie $\frac{1}{f-x}$.

Wenn es sich um einen Myopen handelt, so muss man sich hüten, dass man nicht zu starke Linsen findet, denn wenn die Myopie durch eine zu starke Linse überkorrigiert wird, so kann das Auge dennoch, unter Zuhilfenahme der Akkommodation, von dem entfernten Gegenstand ein deutliches Bild auf die Netzhaut entwerfen. Man muss daher bei der schwächsten konkaven Linse, mit welcher das Auge das entfernte Objekt wahrnimmt, stehen bleiben. Es sei die Brennweite dieser Linse $= -f$; die Entfernung der Linse vom Auge sei x; dann ist die Brennweite einer dicht ans Auge gestellten Linse von derselben Wirkung $-(f+x)$ und also der Grad der Myopie $-\frac{1}{f+x}$.

Eine Untersuchung der statischen Refraktion, welche eine Verordnung von Brillen bezweckt, hat noch verschiedene Vorsichtsmassregeln zu berücksichtigen, auf welche jedoch hier nicht eingegangen werden kann.

Um die statische Refraktion des Auges zu bestimmen, besitzt man noch zwei objektive Methoden, nämlich die Ophthalmoskopie und die Skiaskopie. Jene werden wir in § 9 besprechen; diese braucht dagegen hier nur erwähnt zu werden.

§ 5. Prüfung des Auges als optisches Instrument.

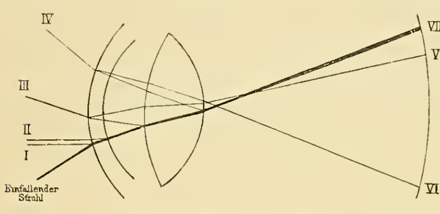
Bei der bisherigen Darstellung haben wir stillschweigend vorausgesetzt, dass das Auge wie ein gut konstruiertes optisches Instrument gebaut ist,

dass die Medien vollständig durchsichtig sind, dass die Krümmung der brechenden Flächen genau sphärisch ist, dass die Krümmungsmittelpunkte der brechenden Medien alle in einer geraden Linie liegen. Dies ist jedoch streng genommen nicht der Fall, sondern das Auge bietet in optischer Hinsicht mehrere Fehler dar, unter welchen einige in der Mehrzahl der Fälle ganz geringfügig sind, während andere unter Umständen die Leistungsfähigkeit in einem sehr hohen Grade beeinträchtigen.

a. Die Menge des zur Netzhaut gelangenden Lichtes.

In jedem optischen System geht eine Menge des einfallenden Lichtes durch Reflexion an den brechenden Oberflächen verloren (verlorenes Licht). Wenn das System aus mehreren Flächen zusammengesetzt ist, so kann das Licht durch wiederholte Reflexion als aberranter Strahl das System durchlaufen und an der Seite des eigentlichen Bildes ein Doppelbild erzeugen (schädliches Licht).

Dass dasselbe auch im Auge der Fall sein muss, ist selbstverständlich, obgleich die Menge sowohl des verlorenen als des schädlichen Lichtes merkwürdig gering ist.



Figur 90. Nach Tscherning.

Figur 90 stellt nach Tscherning den Verlauf der reflektierten Strahlen dar, deren Intensität nicht unterhalb der Grenze des Sichtbaren liegt.

Man sieht, dass der einfallende Strahl sich allmählich in 7 Strahlen auflöst, von denen 4 das Auge wieder verlassen und nur 3 die Netzhaut erreichen. Diesen 7 Strahlen entsprechend haben wir im menschlichen Auge 7 Bilder, nämlich

1. Vier Bilder, welche von den verlorenen Strahlen (I, II, III, IV) gebildet und als Purkinje'sche Bilder bezeichnet werden. Sie sind das Resultat der Reflexionen, welche an den beiden Grenzflächen der Hornhaut und an den beiden der Linse stattfinden.

2. Zwei Bilder, welche von den schädlichen Strahlen V und VI herstammen. Das eine (V) wird aus Strahlen gebildet, die zuerst von der vorderen Fläche der Linse und darauf von der Konkavität der Vorderfläche der Hornhaut reflektiert worden sind; das andere Bild (VI) geht in gleicher Weise aus Strahlen hervor, welche zuerst eine Reflexion an der hinteren Fläche der Linse und dann an der vorderen Fläche der Hornhaut erlitten haben.

3. Das eigentliche oder nützliche Bild (VII).

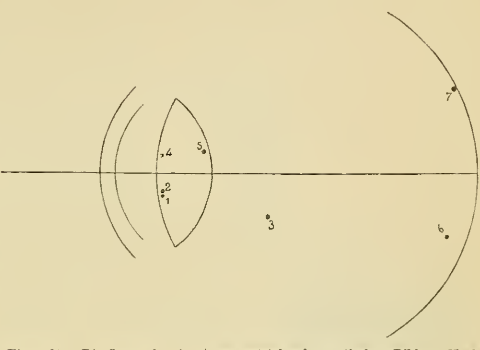
Wenn die Intensität des einfallenden Strahls gleich 100 000 gesetzt wird, so ist nach der Berechnung von Tscherning die Intensität der betreffenden Bilder wie folgt:

Erstes Bild	2515	
Zweites Bild	22	
Drittes Bild	49	
Viertes Bild	49	Verlorenes Licht im Ganzen 2635
Fünftes Bild	1	
Sechstes Bild	1	Schädliches Licht im Ganzen 2
Nützliches Licht	97 363	

Aus diesen Zahlen geht hervor, dass das Auge, soweit es die Verteilung des Lichtes betrifft, allen dioptrischen Instrumenten und selbst einer einfachen Linse überlegen ist, indem nur etwas mehr als 2.6 Proc. des einfallenden Lichtes verloren geht, und das schädliche Licht ebenfalls auf ein Minimum reduciert ist.

Figur 91 zeigt die Lage dieser sieben Bilder im menschlichen Auge und zwar von einem Objekte, welches sich in der Unendlichkeit 20° nach unten von der Augenaxe entfernt befindet.

Unter diesen Bildern haben die vier ersten, die sogen. Purkinje'schen Bilder, eine sehr grosse Bedeutung, denn durch Messung derselben hat man am lebenden Auge die Krümmungshalbmesser der brechenden Flächen des Auges bestimmen können.



Figur 91. Die Lage der im Auge entstehenden optischen Bilder. Nach Tscherning.

Das V. Bild ist noch nie mit Sicherheit beobachtet worden; es könnte übrigens keine grössere Bedeutung haben sowohl wegen seiner geringen Lichtstärke, als auch weil es sehr weit nach vorne liegt (vgl. Fig. 91) und also nur die von demselben ausgehenden divergenten Strahlen die Netzhaut treffen. Das VI. Bild könnte wegen seiner Nähe an der Netzhaut leicht eine Störung verursachen, wäre es nicht so lichtschwach, dass es nur durch besonders darauf gerichtete Versuche wahrgenommen werden kann.

b. Die Durchsichtigkeit der Augenmedien.

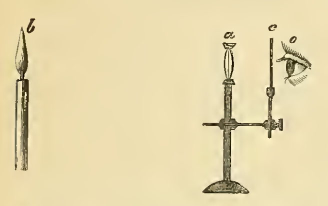
Wenn wir uns daran erinnern, wie kompliciert gebaut die Hornhaut und die Linse sind, so ist es von vornherein klar, dass die Augenmedien nicht vollkommen durchsichtig sein können. Wenn man mittelst einer Sammellinse einen starken Lichtkegel ins Auge wirft, so wird der beleuchtete Teil der Hornhaut und der Linse sofort sichtbar, d. h. diese Gebilde entsenden von jedem Punkte unregelmässig zerstreutes Licht. Dieses diffuse Licht gelangt auch nach der Netzhaut, erregt dieselbe und bildet einen diffusen Lichtnebel, aus welchem die durch regelmässige Brechung im Auge entstehenden Bilder hervortreten.

Im allgemeinen wirkt dieser Lichtnebel nicht störend, und wir haben von demselben keine Kenntnis. Wenn wir aber des Abends den Blick nach einer dunklen Ecke richten und das Lampenlicht abblenden, so treten die vorhandenen Lichtdifferenzen jetzt viel deutlicher hervor als früher, wenn sie durch den erwähnten Nebel verwischt wurden.

Es finden sich im Auge noch gröbere Trübungen, welche unter Umständen ziemlich bedeutende Störungen hervorrufen, besonders wenn sie

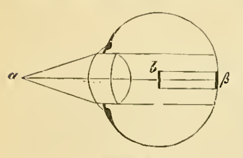
im hintern Teil des Glaskörpers liegen. Man nennt die Wahrnehmungen solcher im Auge selbst befindlicher Gegenstände entoptische. — Ein Beispiel davon haben wir in der schon studierten Aderfigur (II, S. 183).

Unter gewöhnlichen Umständen werden diese kleinen dunklen Körper nicht bemerkt; der Grund davon ist der, dass durch jeden Teil der Pupille meist gleichmässig Licht eindringt und somit für die Beleuchtung der hinteren Teile des Auges die ganze Pupille gleichsam die leuchtende Fläche bildet. Wenn Licht von einer sehr breiten Fläche ausgeht, werfen nur breite Gegenstände oder solche Gegenstände, welche der den Schatten auffangenden Fläche sehr nahe sind, einen sichtbaren Schatten.



Figur 92. Versuchsanordnung um die entoptischen Erscheinungen wahrzunehmen. Nach Helmholtz.

Um die entoptischen Erscheinungen zu beobachten, empfiehlt sich die folgende Methode (Helmholtz; vgl. Fig. 92). Eine Sammellinse von grosser Apertur und kleiner Brennweite a wird vor dem Auge aufgestellt; vor ihr in einiger Entfernung eine Lichtflamme b, von der die Linse in ihrem Brennpunkt ein verkleinertes Bild entwirft. Dann stellt man hier einen undurchsichtigen Schirm c mit kleiner Öffnung so auf, dass das Bild der Flamme auf diese Öffnung fällt. Durch die Öffnung dringt dann ein breiter Kegel divergierender Strahlen. Ein Auge o, welches der Öffnung sehr genähert wird, erblickt durch sie hindurch die breite, gleichmässig erleuchtete Fläche der Linse, auf welcher sich nun mit grosser Deutlichkeit die entoptisch wahrzunehmenden Gegenstände darstellen. Wenn der leuchtende Punkt im vorderen Brennpunkte des Auges liegt, werden die von demselben ausgehenden Strahlen im Glaskörper parallel, und von einem im Glaskörper befindlichen dunklen Körperchen b (Fig. 93) wird auf der Netzhaut ein Schatten β von gleicher Grösse entworfen. Liegt der leuchtende Punkt näher dem Auge oder weiter von ihm, so werden die Strahlen divergent, bezw. konvergent, und das Schattenbild wird im ersten Fall grösser, im zweiten kleiner als das schattenwerfende Körperchen.



Figur 93.

Der Schatten auf der Netzhaut ist ebenso gerichtet wie der schattenwerfende Körper; da aber das, was auf der Netzhaut oben ist, im Gesichtsfeld unten erscheint, so erscheinen die entoptisch gesehenen Gegenstände stets verkehrt.

Entoptisch können wahrgenommen werden, von der Hornhaut: Streifen, wolkig-helle oder lichtere Stellen, tropfenähnliche Kreise in heller Mitte, welche alle von Flüssigkeiten herrühren, die die Hornhaut überziehen; die kraus gewordene Vorderfläche der Hornhaut, nachdem man eine Zeit lang das geschlossene Auge mit den Fingern gerieben hat. Von der Linse: Perlflecken, dunkle Flecken, helle Streifen, meist einen unregelmässigen Stern mit wenig Ausläufern in der Mitte des Gesichtsfeldes darstellend; dunkle radiale Linien, welche wohl Andeutungen des strahligen Baues der Linse sind. Von dem Glaskörper: bewegliche Gebilde, die sogen. fliegenden Mücken, welche teils als Perlschnüre, teils als vereinzelte oder zusammengruppierte Kreise mit hellem Centrum, teils als Gruppen sehr feiner Kügelchen, teils als blasse Streifen, ähnlich den Falten einer sehr durchsichtigen Membran erscheinen. Da viele von diesen sich sehr nahe der Netzhaut befinden, und also der von ihnen geworfene Schatten die Netzhaut trifft, sieht man sie oft ohne weitere Hilfsmittel, indem man nach einer breiten, gleichmässig erleuchteten Fläche, z. B. dem hellen Himmel, blickt (Helmholtz).

c. Die Centrierung des Auges.

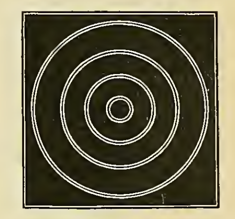
In einem centrierten optischen Systeme müssen alle Krümmungsmittelpunkte in der optischen Axe des Systems liegen. Dies ist beim Auge nicht vollständig der Fall. Nach den Messungen von Tscherning ist das Auge für den horizontalen Meridian fast centriert, denn die Centrierungslinie der Hornhaut weicht von der Linsenaxe nur um 0.3° nach innen ab.

Im vertikalen Meridian ist das Auge viel weniger exakt gebaut. Die Linsenaxe befindet sich über dem Krümmungsmittelpunkte der vorderen Fläche der Hornhaut; ausserhalb des Auges bildet die Centrierungslinie der letzteren mit der Linsenaxe einen Winkel von 1.3° nach unten.

Die Linse ist also gegen die Hornhautaxe schief gestellt, als ob sie um eine horizontale Axe mit dem oberen Teil nach vorn gedreht wäre.

d. Die Form der brechenden Flächen.

Um die Leistungen des optischen Apparates des Auges beurteilen zu können, müssen wir nähere Kenntnisse von der wirklichen Form der brechenden Flächen des Auges haben. Unser Wissen in dieser Hinsicht beschränkt sich wesentlich auf die Hornhaut, welche indes, wie schon bemerkt, das wichtigste unter den lichtbrechenden Medien des Auges ist.



Figur 94.

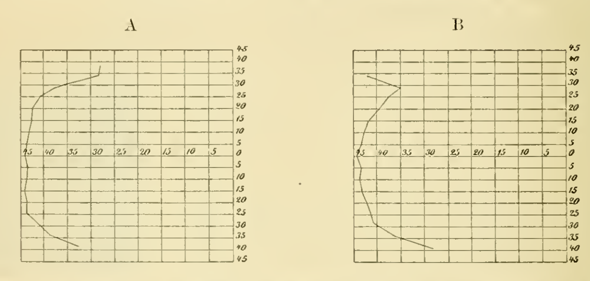
Die genaueste Untersuchung dieses Gegenstandes verdanken wir Gullstrand, welcher sie nach folgender Methode ausgeführt hat. Eine Scheibe mit koncentrischen Kreisen (Fig. 94) spiegelt sich in dem Auge; das Spiegelbild wird durch Momentphotographie aufgenommen, und dann werden die Entfernungen der verschiedenen Kreise in verschiedenen Meridianen gemessen. Da die entsprechenden Entfernungen am Objekt sowie der Abstand dieses von der Hornhaut bekannt sind, so lässt sich daraus der Krümmungshalbmesser in den verschiedenen Hornhautelementen berechnen.

In den Figuren 95 A und B sind die solcher Art für den horizontalen und vertikalen Meridian der Hornhaut gewonnenen Resultate graphisch dargestellt. In diesen bezeichnen die Zahlen links die Winkel, welche die Normale im Centrum des gemessenen Flächenelementes mit der Gesichtslinie bildet, die in der Mitte der Figur stehenden Zahlen die entsprechenden Refraktionswerte in Dioptrieen. Wie aus den Kurven ersichtlich ist, hat die Hornhaut keine gleichmässige Krümmung, sondern zeigt eine Abflachung gegen die Peripherie hin. Die kleinen Unebenheiten, welche in den Figuren vorkommen, rühren von der auf der Hornhaut unregelmässig verteilten Thränenflüssigkeit her.

Wenn man von diesen Unebenheiten der Kurven absieht, findet man sogleich, dass die mittlere Partie der Hornhaut (optische Zone) einen verhältnismässig wenig markanten Wechsel der Krümmung aufzuweisen hat, während in den peripheren Teilen eine rapid zunehmende Abflachung stattfindet. Weiter sehen wir, dass diese Zone weder im horizontalen noch im

vertikalen Meridiane auf die Gesichtslinie centriert, sondern sowohl mehr nach aussen als auch mehr nach unten gelegen ist. Ein näherer Vergleich der beiden Schenkel der Kurven zeigt noch, dass weder für den horizontalen, noch für den vertikalen Meridian der Hornhaut eine Symmetrieaxe zu finden ist. Werden beide Kurven miteinander verglichen, so findet man gleich, dass die optische Zone der Hornhaut eine grössere Ausstreckung im horizontalen als im vertikalen Meridiane hat, so dass die Abflachung des letzteren näher am Centrum beginnt als diejenige im horizontalen Meridian. Kurz, die optische Zone der Hornhaut nähert sich in ihrer Form der sphärischen, sie kann aber sowohl im horizontalen als im vertikalen Meridiane decentriert sein, und ihre Ausbreitung braucht nicht rund zu sein, sondern kann eine querovale Kuppel bilden.

Gullstrand hat ferner untersucht, inwiefern die sphärische Aberration durch die Abflachung der Hornhaut korrigiert sei. Dies war bei dem von ihm untersuchten Auge der Fall nur in der Richtung nach oben von der Gesichtslinie; die hier vorhandene



Figur 95. Die Krümmung der Hornhaut im horizontalen (A) und im vertikalen (B) Meridian. Nach Gullstrand. Vgl. den Text.

grössere Abflachung erklärt sich wahrscheinlich durch den Druck des oberen Augenlides. Wir können also sagen, *dass derjenige Teil der Hornhaut, welcher zum direkten scharfen Sehen angewendet wird, mit positiver sphärischer Aberration behaftet ist.*

e. Der Astigmatismus.

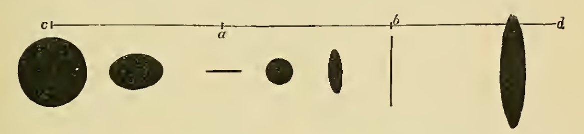
Aus dem Vergleich zwischen der Lichtbrechung im vertikalen und horizontalen Meridian der Hornhaut geht, wie schon bemerkt, hervor, dass beide das Licht nicht gleich stark brechen. Bei geringer Differenz der Brechbarkeit wird keine praktisch bemerkenswerte Störung des Gesichts hervorgerufen. Anders aber, wenn, wie dies nicht selten vorkommt, die Asymmetrie im optischen Bau des Auges eine grössere ist

Als *astigmatisch* wird ein Strahlenbündel bezeichnet, welches sich nach der Brechung nicht zu einem einzigen Punkt vereinigt, sondern für verschiedene Meridiane eine verschiedene Fokaldistanz hat. Die beiden gegen einander senkrechten Meridiane, in welchen die Brennweite ihr Maximum und Minimum hat, sind die Hauptmeridiane des Bündels.

Ein astigmatisches Strahlenbündel kann auf zweierlei Weisen entstehen, nämlich 1) bei senkrechter Incidenz, wenn das optische System asymmetrisch gebaut ist, und 2) bei schiefer Incidenz, auch wenn die brechende Fläche symmetrisch ist.

Der einfachste Fall ist der erste (über den zweiten Fall s. unten S. 197). Angenommen wir haben eine Linse, welche in dem vertikalen Meridian eine Lichtbrechung von n Dioptrieen, in dem horizontalen eine stärkere, von $m+n$ Dioptrieen hat. Ein der optischen Axe paralleles Lichtbündel fällt auf diese Linse. Es ist ohne weiteres ersichtlich, dass das Bündel, nach stattgefundener Brechung, nicht mehr homocentrisch sein kann, denn die in den vertikalen Meridian einfallenden Strahlen werden zu einem Punkt $\frac{1}{n}$ m, die im horizontalen zu einem Punkt $\frac{1}{m+n}$ m hinter der Linse zusammengebrochen.

Das nähere Studium des Problems hat nun ergeben, dass in dem Brennpunkt der beiden Hauptmeridiane die Lichtstrahlen zu je einer senkrecht gegen den Leitstrahl stehenden Brennlinie zusammengebrochen werden. Die erste Brennlinie entspricht dem Brennpunkt des am stärksten brechenden Meridians und steht senkrecht gegen ihn, also in der Richtung des am schwächsten brechenden Meridians. Die zweite Brennlinie entspricht dem Brennpunkt des am schwächsten brechenden Meridians und steht senkrecht gegen ihn, d. h. in der Richtung des am stärksten brechenden Meridians.



Figur 96. Die Form der Querschnitte eines Strahlenbündels im astigmatischen Auge. Nach Helmholtz. a, die erste Brennlinie; b, die zweite Brennlinie.

Vor der ersten Brennlinie bildet das Strahlenbündel eine Ellipse mit der längeren Axe in der Richtung der ersten Brennlinie; nach der zweiten Brennlinie bildet das Strahlenbündel eine Ellipse mit der längeren Axe in der Richtung der zweiten Brennlinie. Der Übergang zwischen den beiden Richtungen findet in der Strecke zwischen den beiden Brennlinien (der Brennstrecke) statt, indem aus der liegenden Ellipse zuerst ein Kreis und dann eine stehende Ellipse entsteht (vgl. Fig. 96).

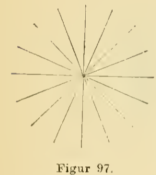
In einem astigmatischen Auge kann also ein homocentrisches Strahlenbündel nicht zu einem Punkt vereinigt werden. Wenn das Auge für den am stärksten brechenden Meridian eingestellt ist, so werden die Bilder auf der Netzhaut alle in der Richtung der ersten Brennlinie ausgezogen; bei Einstellung des Auges für den am schwächsten lichtbrechenden Meridian werden die Netzhautbilder alle in der Richtung der zweiten Brennlinie ausgezogen — in beiden Fällen also verzerrt. Um dies zu vermeiden, bringt das Auge es dazu, dass eine Stelle innerhalb der Brennstrecke auf die Netzhaut fällt. Die Verzerrung der Gegenstände wird dadurch geringer, die Schärfe des Bildes nimmt aber mehr oder weniger ab.

Um den Astigmatismus subjektiv nachzuweisen, bedient man sich einer aus mehreren Radien zusammengesetzten Figur (Fig. 97) und stellt den Patienten so weit davon, dass er nur noch einen der Meridiane deutlich sehen kann. Dieser Meridian

entspricht seiner Richtung nach dem am stärksten lichtbrechenden Meridian im Auge, und sein auf die Netzhaut geworfenes Bild der zweiten Brennlinie. Nähert man sich nun so viel wie möglich der Figur, so bleibt wieder nur ein Meridian deutlich. Bei regelmässigem Astigmatismus ist dieser gegen den ersteren senkrecht: er giebt die Richtung des am schwächsten brechenden Meridians an, und sein Bild auf der Netzhaut entspricht der ersten Brennlinie.

Bei allen Augen kommt ein gewisser Grad von Astigmatismus vor, obgleich dieser in der Regel so gering ist, dass derselbe keine praktische Bedeutung hat. Wenn der Astigmatismus aber etwas grösser ist, so wird, wegen der schon oben berührten Umstände, das Bild eines äusseren Objekts in hohem Grade verzerrt. Dieser Astigmatismus wird wesentlich durch den asymmetrischen Bau der Hornhaut verursacht.

Es ist aber bemerkenswert, dass der Astigmatismus der Hornhaut in der Regel grösser ist als der totale Astigmatismus, wie er durch die subjektive Methode bestimmt wird. Unter den Mechanismen, durch welche der Hornhautastigmatismus korrigiert wird, können wir an eine, in entgegengesetzter Richtung gehende Asymmetrie der Linse denken; ferner kann der Einfluss, welchen der Hornhautastigmatismus ausübt, zum Teil dadurch verdeckt werden, dass im centralen Teil der Hornhaut, entsprechend der Pupillaröffnung, die Asymmetrie der Hornhaut eine geringere ist als in den mehr peripheren Teilen; kurz der Astigmatismus der Hornhaut, so wie er durch die gewöhnlichen ophthalmometrischen Methoden bestimmt wird, stellt sicherlich nicht das Mass der in physiologischer Hinsicht wichtigen Asymmetrie des Auges dar.


Figur 97.

Als Grad des Astigmatismus bezeichnet man die in Dioptrieen ausgedrückte Differenz der statischen Refraktion in den am stärksten und am schwächsten lichtbrechenden Meridianen.

Nach den Messungen von Nordenson an Schülern im Alter von 7—20 Jahren fanden sich unter 452 untersuchten Augen nur 42 (= 9 Proc.), welche keinen merklichen Hornhautastigmatismus hatten. 69 Schüler hatten einen Astigmatismus von mehr als 1 Dioptrie, und 4 einen von mehr als 1.5 Dioptrie. Eine normale Sehschärfe ist indes mit einem Astigmatismus von 1.5 Dioptrie nicht unvereinbar.

Der am stärksten brechende Meridian war bei 85.1 Proc. der astigmatischen Augen der vertikale, bei nur 1.5 Proc. der horizontale, und bei 13.4 Proc. ein schiefer. In der Mehrzahl der Fälle ist also der vertikale Meridian der Hornhaut am stärksten lichtbrechend.

Wie der Grad des Astigmatismus bestimmt wird, kann hier nicht erörtert werden. Nachdem man den Grad des Astigmatismus bestimmt hat, kann derselbe durch cylindrische Gläser korrigiert werden. Die brechenden Flächen dieser Gläser sind keine Kugelflächen, sondern cylindrische Flächen mit grösserem oder kleinerem Radius. In solchen Gläsern gehen die in der Richtung der Axe fallenden Strahlen ungebrochen durch; in allen anderen Meridianen ist die Linse gekrümmt, und das Licht wird um so stärker gebrochen, je geringer der Radius. Die stärkste Brechung findet in dem gegen die Axe senkrechten Meridian statt.

Bei Anwendung von solchen Gläsern zur Korrektion eines vorhandenen Astigmatismus stellt man das Glas so, dass seine Asymmetrie derjenigen des Auges entgegenwirkt. Angenommen, es sei das Auge im vertikalen Meridian myopisch und im horizontalen emmetropisch. Dann können wir das Auge emmetropisch machen, wenn wir vor dasselbe ein konkaves cylindrisches Glas mit der Axe in den horizontalen Meridian stellen. Die in diesen Meridian fallenden Strahlen werden nicht gebrochen, was auch nicht von nöten ist, da das Auge in diesem Meridian schon emmetropisch ist. Im vertikalen Meridian ist das Auge myopisch; die Myopie wird durch den konkaven Hauptmeridian des Cylinderglases korrigiert.

In ganz derselben Weise verfährt man, wenn das Auge myopisch, aber von verschiedenem Grad im vertikalen und horizontalen Meridian ist. Wir nehmen dann wieder

ein konkaves cylindrisches Glas von der Stärke, dass es die Myopie im vertikalen Meridian auf den Grad der Myopie im horizontalen reduciert, was dadurch erzielt wird, dass die betreffende Linse mit der Axe in den horizontalen Meridian gestellt wird. Dann ist das ganze Auge myopisch von einem und demselben Grad, und diese rückständige Myopie wird in gewöhnlicher Weise korrigiert.

Nach demselben Prinzip geht man bei jedem Fall von Astigmatismus zu Wege. Die allgemeine Regel ist also die, dass man durch zweckmässig gewählte Gläser das ganze Auge auf dieselbe Refraktion bringt. Ist es dann noch nicht emmetropisch, so wird die etwa vorhandene Myopie oder Hypermetropie in gewöhnlicher Weise mit sphärischen Linsen korrigiert.

Alles dieses gilt von dem sogen. regelmässigen Astigmatismus, wo die beiden Hauptmeridiane gegeneinander senkrecht sind. Bei noch grösserer Asymmetrie des lichtbrechenden Apparates werden natürlich die Bilder auf der Netzhaut noch mehr verzerrt; wie man hierbei den Zustand verbessern kann, lässt sich hier nicht erörtern.

f. Der Winkel zwischen der Gesichtslinie und der Augenaxe.

Die bis jetzt dargestellten Gesetze der Lichtbrechung im Auge gelten unter der Voraussetzung, dass die Gesichtslinie mit der optischen Axe des Auges zusammenfällt. Dies ist jedoch nicht der Fall, denn die Gesichtslinie liegt vor dem Auge nach innen und meist etwas nach oben von der Augenaxe, die Netzhautgrube also nach aussen und meist etwas nach unten von der Axe. In Figur 81 (II, S. 179) bezeichnet $G_{,}G_{,,}$ die Gesichtslinie, $F_{,}F_{,,}$ die optische Axe.

Den Winkel, welchen die Gesichtslinie und die Augenaxe bilden, bezeichnet man als den Winkel α. Die Grösse dieses Winkels ist in dem horizontalen Meridian etwa $3^{0}.5$—$7^{0}.0$ und in dem vertikalen etwa $3^{0}.5$.

Die in der Richtung der Gesichtslinie in das Auge einfallenden Strahlen treffen also dasselbe in schiefer Richtung. Unter solchen Umständen bleibt ein homocentrisches Strahlenbündel nicht mehr homocentrisch, sondern wird astigmatisch, und zwar werden die in dem horizontalen Meridian des Auges einfallenden Strahlen am stärksten gebrochen. Eine Überkompensation des betreffenden Astigmatismus wird durch den gewöhnlich entgegengesetzten Astigmatismus der Hornhaut zuwegegebracht.

Zur näheren Aufklärung über den Gang der schief ins Auge einfallenden Strahlen möge folgender Versuch dienen (Gullstrand).

Wir stellen vor eine gewöhnliche Petroleumflamme eine Pappscheibe, in welcher ein Loch von 3—4 mm Durchmesser angebracht ist, und halten eine bikonvexe Linse von etwa 9 Dioptrieen und mit einem Durchmesser von etwa 35 mm im Abstand von einigen Metern vom leuchtenden Punkt so, dass die Lichtstrahlen das Centrum der Linse unter schiefer Incidenz durchlaufen. Das gebrochene Strahlenbündel ist nun astigmatisch. Durch einen in verschiedener Entfernung von der Linse gehaltenen Schirm können wir die Strahlen auffangen und die Beschaffenheit verschiedener Querschnitte studieren. Wir nehmen an, dass die Linse von der gegen das einfallende Licht senkrechten Stellung aus so gedreht ist, dass die rechte Hälfte, vom Licht aus gesehen, sich durch Drehung vom leuchtenden Punkt entfernt hat. Man findet dann leicht eine Lage des Schirms, bei welcher der Querschnitt in transversaler Richtung schmäler als bei allen übrigen ist. Dies ist der erste dünnste Querschnitt (= der ersten Brennlinie), der bei einem Drehungswinkel der Linse von etwa 30^{0} das in Figur 98 A dargestellte Aussehen hat.

Wenn der Schirm dann ein wenig weiter von der Linse entfernt wird, so erhält man denjenigen Querschnitt, welcher von allen die kleinste Grösse in vertikalem Durchmesser hat (= der zweiten Brennlinie). Dieser Querschnitt hat eine etwa lemniskatenähnliche Form (Fig. 98 B): der dünnste Teil ist nahe der Mitte gelegen und hier kaum dicker, als dass er als ein Punkt bezeichnet werden könnte. Wird nun der Schirm um eine vertikale Axe in entgegengesetzter Richtung gegen diejenige der Linse gedreht, so erhält man eine scharfe und deutliche Brennlinie, die gegen den Lichtstrahl schief gestellt ist und die einzige Brennlinie ist, welche aus dem untersuchten Strahlenbündel erhalten werden kann.

Unter der Annahme, dass der Winkel zwischen Gesichtslinie und Augenaxe gleich 5^0 sei, hat GULLSTRAND für das schematische Auge den Einfluss der schiefen Incidenz berechnet und dabei gefunden, dass die Brennstrecke nur 0.03 mm ist und der Grad des Astigmatismus nur 0.1 Dioptrie beträgt. Der erste dünnste Querschnitt (Brennlinie) ist, bei einem Pupillendurchmesser von 2 mm, 0.0029 mm lang und 0.0022 mm breit; die zweite Brennlinie bildet mit dem Leitstrahl einen Winkel von $2^0 43'$.




Figur 98. Der erste (A) und zweite (B) dünnste Querschnitt bei einem infolge schiefer Incidenz astigmatischen Strahlenbündel. Nach GULLSTRAND.

Diese Zahlen erklären, warum die schiefe Incidenz der Gesichtslinie, wie längst bekannt, im allgemeinen keine Herabsetzung der Sehschärfe bedingt.

Je grösser der Winkel wird, welchen die in das Auge einfallenden Strahlen mit der optischen Axe bilden, um so grösser wird auch die Brennstrecke, und um so weniger scharf das entsprechende Bild auf der Netzhaut. Das Bild auf den peripheren Teilen der Netzhaut kann also nie so scharf wie im Centrum werden und nimmt an Schärfe ab, je weiter gegen die Peripherie es fällt. Jedoch bewirkt die Linsenschichtung, dass auch hier eine gewisse Kompensation stattfindet.

g. Die Farbenzerstreuung im Auge.

Wie schon bemerkt, ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit von Strahlen verschiedener Wellenlänge in festen und tropfbar flüssigen Medien eine verschiedene, so dass z. B. im Wasser das Brechungsvermögen für Rot (Linie C) 1.331705 und für Violett (Spektrallinie G) 1.341285 ist. Durch zweckmässige Kombination von Medien verschiedener Brechbarkeit kann man aber, wie bekannt, optische Systeme konstruieren, bei welchen die Farbenzerstreuung aufgehoben ist. Wie verhält sich das Auge in dieser Hinsicht?

Die tägliche Erfahrung lehrt uns, dass die chromatische Abweichung im Auge wenigstens nicht sehr stark sein kann, denn im gewöhnlichen Leben macht sie sich fast gar nicht bemerkbar. Eine genauere Prüfung ergiebt indes, dass die Achromasie des Auges bei weitem keine vollständige ist.

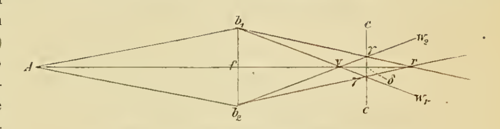
Dies wurde zuerst von FRAUNHOFER nachgewiesen, indem er zeigte, dass der brechende Apparat des Auges verschiedene Brennweiten für verschiedenfarbige einfache Strahlen hatte.

Da die Brechungsverhältnisse der optischen Medien des Auges meist nicht beträchtlich von dem des Wassers abweichen, so hat HELMHOLTZ die Dispersion für das reducierte Auge (vgl. II, S. 179) berechnet, unter der Annahme, dass Wasser darin als brechende

Substanz gebraucht sei, und hat dabei gefunden, dass die hinteren Brennweiten für Rot (Linie C) 20.574 und für Violett (Linie G) 20.140 mm betragen. Faktisch scheint indessen die Farbenzerstreuung im menschlichen Auge etwas grösser zu sein (Abstand des roten und violetten Brennpunktes 0.58—0.62 mm, statt 0.434 mm). Nach EINTHOVEN beträgt der Unterschied der hinteren Brennweiten für die Linien D und F im schematischen Auge 0.272 mm (vgl. das Spektrum, S. 221).

Dass die Farbenzerstreuung sich nicht deutlich merkbar macht, beruht indessen nicht allein auf dem optischen Bau des Auges, sondern hat auch zum Teil eine rein physiologische Ursache. Wenn weisses Licht in das Auge fällt und dasselbe sich für die am stärksten wirkenden Strahlen mittlerer Brechbarkeit einstellt, so vereinigen sich diese auf der Netzhaut fast genau in einem Punkt, welcher von einem aus den roten und violetten Strahlen gebildeten Rand umgeben ist. Nun ist aber die erregende Wirkung von Strahlen sehr grosser oder sehr geringer Brechbarkeit eine verhältnismässig geringe, infolgedessen die erregende Wirkung der Randzone im Vergleich zu derjenigen des Centrums vernachlässigt wird. Ausserdem ist noch das Centrum stärker erleuchtet als die Randzone, weil es von Strahlen jeder Brechbarkeit getroffen wird, während die Randzone je weiter nach aussen von einer immer geringeren Zahl von Strahlen getroffen wird.

Unter den Versuchen über die Farbenzerstreuung im Auge sei noch der folgende hier beschrieben. Man hält vor eine gewöhnliche Petroleumflamme einen Schirm mit einer engen Öffnung und hinter dieselbe ein durch Kobalt gefärbtes (blaues) Glas, welches Orange, Gelb und Grün nur wenig, reichlich dagegen das äusserste Rot, das Indigblau und Violett hindurchlässt. Die Öffnung im Schirm kann daher als ein leuchtender Punkt angesehen werden, der rote und violette Strahlen entsendet. Dem Beobachter erscheint nun dieser Punkt in verschiedener Weise, je nach der Entfernung, für welche sein Auge eingestellt ist. Ist es für die roten Strahlen eingestellt, so erscheint ein roter Punkt mit violettem Lichthof; ist das Auge für die violetten Strahlen eingestellt, so erscheint ein violetter Punkt mit rotem Hof, wie aus der Figur 99 leicht ersichtlich ist, wenn man sich denkt, dass im ersten Fall die Netzhaut bei r, im zweiten bei v liege.



Figur 99. Die chromatische Abweichung im Auge.

h. Zusammenfassung.

Wenn wir die jetzt beendigte Prüfung des Auges zusammenfassen, so können wir sagen, dass das Auge allerdings verschiedene optische Fehler hat, die in einem guten optischen Instrument nicht vorkommen dürfen, trotzdem aber von diesen in seiner Leistungsfähigkeit wunderbar wenig beeinträchtigt wird. Die schiefe Incidenz der Gesichtslinie, die verschiedene Brechbarkeit der Hornhaut in verschiedenen Meridianen, die mangelhafte Korrektion der sphärischen Aberration, die Farbenzerstreuung — dies alles vermag nicht die Leistungsfähigkeit des normalen Auges in dem Umfang zu vermindern, dass dadurch irgend welche subjektiv merklichen Störungen hervorgerufen würden. Dies gilt indes nur von dem normalen Auge. Es kommt aber bei dem optischen Apparat des Auges gar nicht selten vor, dass die hier besprochenen Fehler in grösserem Umfang als beim normalen Auge sich vorfinden; in diesen Fällen

muss daher das Auge als ein ziemlich geringwertiges optisches Instrument bezeichnet werden. Es ist aber der praktischen Augenheilkunde auch in solchen Fällen vielfach gelungen, die Leistungsfähigkeit des Auges in einem zuweilen sehr erheblichen Grade zu verbessern.

§ 6. Die Regenbogenhaut.

Damit das in einer Camera entworfene Bild nicht durch diffuse Lichtreflexion von den Wänden mehr oder weniger beeinträchtigt sein möge, überzieht man die Wände einer solchen mit einer matten schwarzen Farbe. Denselben Dienst leistet im Auge das Retinalpigment sowie die stark pigmentierte Aderhaut.

Auch die Fortsetzung der Aderhaut nach vorn, die Regenbogenhaut (*Iris*), hat eine wichtige Aufgabe. Wie wir gesehen haben, gelten die Gesetze für die Lichtbrechung in einem optischen Systeme bloss in dem Fall, dass nur solche Strahlen, welche mit der optischen Axe des Systems einen sehr kleinen Winkel umfassen, in das System einfallen, während die Randstrahlen abgeblendet sind. Diese, für die Deutlichkeit des Bildes wichtige Abblendung wird von der Regenbogenhaut besorgt. Sie lässt nämlich nur durch die verhältnismässig enge Pupille Strahlen in das Auge hineinfallen.

Die Pupille kann infolge der Kontraktion, bezw. Erschlaffung der Regenbogenhaut verengt oder erweitert werden. Diese Grössenveränderungen stehen zum Teil im Dienste des optischen Apparates des Auges, indem sich die Pupille beim Nahesehen verengt — was ja zu der Schärfe des Bildes nicht unwesentlich beiträgt. Ausserdem wird, bei grösserer Asymmetrie der Hornhaut, durch Verengerung der Pupille der dadurch bedingten Störung in der Lichtbrechung zu einem gewissen Grade entgegenwirkt.

Die Regenbogenhaut hat aber noch die wichtige Aufgabe, die Netzhaut vor einem allzustarken Licht zu schützen, die Pupille wird bei starkem Licht verengt und bei schwachem erweitert.

Die Bewegungen der Regenbogenhaut, welche sich in den Veränderungen der Pupillengrösse erkenntlich machen, werden teils von dem die Pupille kreisförmig umgebenden, bei den meisten Tieren aus glatten Muskelfasern bestehenden M. sphincter pupillae, teils von dem aus radiären Fasern zusammengesetzten M. dilatator pupillae, dessen Existenz bis in die letzte Zeit von mehreren Autoren geleugnet worden ist, besorgt.

Die Muskeln der Regenbogenhaut erhalten ihre Nerven sowohl in cerebralen als in sympathischen Bahnen.

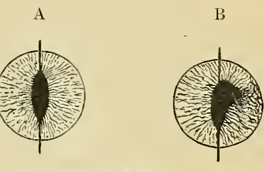
Was nun zuerst die konstriktorischen Fasern betrifft, so haben die meisten Autoren solche im Oculomotorius gefunden. Von diesem Nerven sollen sie auf das Ganglion ciliare übergehen, sich mit den daselbst befindlichen Nervenzellen (Langendorff) verbinden und dann durch die NN. ciliares breves zu dem M. sphincter iridis fortsetzen. Bei Reizung eines einzelnen dieser Nerven kontrahiert sich der Sphincter nur partiell, so dass die Pupille eine unregelmässige Gestalt bekommt. Es wird angegeben, dass der Oculomotorius gleichzeitig den Erweiterer der Pupille hemmt.

Nach einigen Autoren finden sich Fasern für den Sphincter auch im Trigeminus, ja sogar im Abducens.

Die pupillenerweiternden Fasern stammen aus dem Sympathicus. Sie treten in den vorderen Wurzeln der 7.—8. Hals- und 1.—2. Brustnerven vom Rückenmark aus, gehen dann zum ersten Brustganglion, weiter durch den vorderen Ast der Ansa Vieussenii zum letzten Halsganglion und von diesem im Stamme des Halssympathicus zum obersten Halsganglion, vereinigen sich dann mit dem Ganglion Gasseri, folgen dem Trigeminus und treten in den langen Ciliarnerven, ohne eine Verbindung mit dem Ciliarganglion einzugehen, nach der Regenbogenhaut. Die Reizung des Sympathicus soll nebst der Erregung des Erweiterers auch eine Hemmung des Sphincters bewirken.

Es wird auch behauptet, dass der Trigeminus von Hause aus pupillenerweiternde Fasern führe.

Sowohl die pupillenverengenden als die erweiternden Nerven sind tonisch erregt: wird der Halssympathicus durchschnitten, so verengt sich die Pupille; bei Durchschneidung des Oculomotorius erweitert sie sich.



Figur 100. Iris der Katze in Ruhe (A) und bei Reizung oben rechts (B). Nach Langley.

Wie oben bemerkt, ist vielfach darüber gestritten worden, ob sich ein M. dilatator pupillae vorfindet oder nicht. Man hat sich vorgestellt, dass die Erweiterung bei Reizung des Sympathicus dadurch entstehe, dass sich entweder die Gefässe der Regenbogenhaut kontrahierten, oder dass der Tonus des Sphincters gehemmt würde. Gegen die erstere Annahme spricht der Umstand, dass man auch nach Unterbindung der Gefässe des Kopfes bei Reizung des Sympathicus eine Pupillendilatation erzielt, sowie dass bei normalem Tiere die Dilatation früher als die Gefässkontraktion erscheint. und dass man unter Umständen eine maximale Gefässkontraktion ohne jede Pupillenerweiterung hervorrufen kann.

Gegen die Annahme einer blossen Hemmung sprechen unter anderem folgende Thatsachen. Wenn man die Sehnenhaut an einer kleinen umschriebenen Stelle mit Induktionsströmen reizt, so erhält man eine scharfe, örtliche Erweiterung der Pupille (Fig. 100). Wäre diese nur die Folge einer Hemmung des Sphincters, so hätte jeder Teil der Regenbogenhaut sich vom Centrum der Pupille nach auswärts bewegen sollen. — Wenn man durch zwei radiäre Schnitte einen Sektor der Regenbogenhaut von dem Zusammenhange mit dem übrigen Teil derselben isoliert (Fig. 101), so verkürzt sich dieser Sektor bei direkter Reizung sowie bei Reizung des Halssympathicus, was durch eine Hemmung des Sphincters allein nicht zustande gebracht werden könnte (Langley und Anderson).


Figur 101. Nach Langley.

Bei gewissen kaltblütigen Tieren (Aal, Frosch, u. s. w.) wenigstens ist der Sphincter pupillae unter Umständen durch das Licht direkt erregbar, was dadurch erwiesen wird, dass sich die Pupille auch am ausgeschnittenen Auge nach Zerstörung der Netzhaut auf Lichtreizung kontrahiert (Arnold, Brown-Séquard). Die glatten Muskelfasern sind hier mit bräunlichem Pigment angefüllt und können daher selber die Lichtstrahlen reichlich absorbieren (Steinach).

Bei langer Einwirkung z. B. des Tageslichtes nimmt die Empfindlichkeit des Sphincters langsam ab und zwar so, dass er sich trotz unveränderter Beleuchtung erweitert und nach und nach in einen Zustand verfällt, in welchem er sogar gegen bedeutende Helligkeitsschwankungen unerregbar ist und nur bei höchster Steigerung der Intensität sich wieder verengt. Nach längerer Erholung in der Dunkelheit stellt sich die frühere Erregbarkeit des Sphincters wieder her.

Die Veränderungen in der Pupillenweite unter normalen Verhältnissen sind sonst reflektorischer Art. Der wichtigste

unter den betreffenden Reflexen ist der durch den Sehnerven vermittelte. Hierbei beginnt die Pupillenverengerung nach etwa 0.4—0.5 Sek. und erreicht ihr Maximum in etwa 0.1 Sek. (Listing). Sogar bei momentaner Beleuchtung erscheint die Verengerung der Pupille (v. Vintschgau).

Wenn nur in das eine Auge Licht gelangt, so zeigt sich bei allen Tieren, bei welchen die Kreuzung der Sehnervenfasern nur eine partielle ist (Menschen, Affen, Raubtiere und gewisse Nager), eine Kontraktion der beiden Pupillen, d. h. die reflektorische Erregung geht von einem Sehnerven auf die beiden Oculomotorii über.

Die Grösse der Verengerung ist von der Lichtstärke und der Grösse des beleuchteten Feldes der Netzhaut sowie auch von der jeweiligen Empfindlichkeit (Adaptationszustand) der Netzhaut abhängig. Letzteres wird z. B. durch folgende Erfahrung angedeutet. Wenn man von einem dunkleren in ein helleres Zimmer kommt, so verengt sich die Pupille; dieser anfänglich schnellen Verengerung folgt eine langsame Erweiterung, die sich in 2 bis 4 Minuten abspielt und zu der ursprünglichen Grösse der Pupille zurückführt (Schirmer). Dies gilt aber nur innerhalb gewisser Grenzen.

Bei der Reizung übriger centripetaler Nerven, sowie bei kräftigen Atembewegungen, bei der Dyspnoe u. s. w. wird im Gegenteil in der Regel die Pupille erweitert, obgleich auch bei einer solchen Reizung eine reflektorische Pupillenverengerung beobachtet worden ist. Ebenso tritt bei Reizung der verschiedensten Teile des Gehirns, der Grosshirnrinde (der motorischen Zone und der Schläfenwindungen), des Streifenhügels, des Sehhügels, des vorderen und des hinteren Vierhügels Pupillenerweiterung hervor. Diese Pupillenerweiterung bei Reizung centripetaler Nerven sowohl als der genannten Hirnteile bleibt in zahlreichen Fällen noch nach doppelseitiger Durchschneidung des Halssympathicus bestehen und muss daher, zum Teil wenigstens, als die Folge einer auf das Centrum der pupillenverengenden Nerven ausgeübten Hemmung aufgefasst werden.

Der Tonus der verengenden Nerven ist wesentlich reflektorischen Ursprungs, denn nach Durchschneidung der Sehnerven ruft die des Oculomotorius keine Pupillenerweiterung mehr hervor (Knoll). Dass jedoch die Opticusreizung nicht die einzige Ursache des Sphinctertonus sein kann, geht daraus hervor, dass die Pupille im Schlaf stark verengt ist.

Das Centrum der pupillenverengenden Nerven haben wir im Oculomotoriuskern zu suchen, und zwar entspringen diese Fasern nach Starr aus dem vorderen Abschnitt der lateralen Abteilung dieses Kerns. — Nach den Versuchen von Hensen und Völckers liegt das Centrum des Sphincters beim Hunde im Boden des dritten Ventrikels dicht am Aquaeductus Sylvii, etwas hinter dem Centrum der Akkommodation.

Das Centrum der pupillenerweiternden Fasern wurde von Budge ins Halsmark verlegt (Centrum ciliospinale), während andere auf Grund ihrer Untersuchungen schlossen, dass dieses Centrum im Gehirn liege und Nervenfasern von da durch das Halsmark nach der Austrittsstelle der betreffenden Nerven hinzögen. Da sich indes, nach hoher Rückenmarkdurchschneidung, nach Durchschneidung des Halsmarkes die Pupille immer noch verengt, so ist es wohl erlaubt zu schliessen, dass im Halsmark sich ein tonisch erregtes Centrum für die durch den Halssympathicus vermittelte Pupillenerweiterung vorfindet.

§ 7. Die Akkommodation des Auges.

a. Die Akkommodationsbreite.

Wenn sich ein Lichtpunkt von dem Fernpunkt des Auges aus demselben allmählich annähert, so vermag das Auge dessen ungeachtet die von diesem Punkte ausgehenden Strahlen zu einem Bilde auf der Netzhaut zu vereinigen. Dies ist aber nur bis zu einer gewissen Grenze möglich: derjenige Punkt, von welchem die am meisten divergierenden Strahlen ausgehen, welche noch auf der Netzhaut vereinigt werden können, heisst der Nahepunkt.

Der Nahepunkt wird im allgemeinen auf die Weise bestimmt, dass man ein mit sehr feiner Schrift gedrucktes Buch vor das Auge hält und mit einem Massstab die geringste Entfernung misst, in welcher bei Sehen mit einem Auge die Schrift noch deutlich gelesen werden kann.

Damit die von dem Nahepunkt ausgehenden Strahlen sich auf der Netzhaut zu einem Bilde vereinigen sollen, muss die Lichtbrechung des Auges in irgend einer Weise erhöht werden. Der dabei im Auge stattfindende Vorgang wird als Akkommodation bezeichnet.

Wenn man den Fernpunkt und den Nahepunkt eines Auges kennt, ist es sehr leicht zu berechnen, um wie viel die Lichtbrechung im Auge durch die Akkommodation zunimmt.

Diese Zunahme wird nämlich durch diejenige Linse bestimmt, welche den von dem Nahepunkt kommenden Strahlen eine solche Richtung erteilt, als kämen sie von dem Fernpunkt. Die Brennweite dieser Linse, welche die Akkommodationsbreite des Auges angiebt (Donders), sei A, die Entfernung des Fernpunktes R und die des Nahepunktes P; wenn wir diese Werte in die gewöhnliche Linsenformel (vgl. II, S. 173) einsetzen, so erhält diese folgendes Aussehen

$$\frac{1}{A}=\frac{1}{P}+\frac{1}{R}.$$

Durch diese Gleichung kann die Akkommodationsbreite für alle Augen berechnet werden, wenn wir nämlich die Quantitäten P und R mit den richtigen Vorzeichen einführen.

Für das myopische Auge ist die Akkommodationsbreite

$$\frac{1}{A}=\frac{1}{P}-\frac{1}{R};$$

für das emmetropische

$$\frac{1}{A}=\frac{1}{P},$$

da $R=\infty$ ist; für das (fakultativ) hypermetropische Auge haben wir endlich

$$\frac{1}{A}=\frac{1}{P}+\frac{1}{R}.$$

Man kann sich aber auch ein hypermetropisches Auge denken, welches trotz der angestrengtesten Akkommodation es nicht dazu bringen kann, parallele Strahlen zu ver-

einigen, sondern bei Maximum der Akkommodation nur weniger konvergente Strahlen vereinigt als bei der Akkommodationsruhe. In einem solchen absolut hypermetropischen Auge ist natürlich P negativ, und die Gleichung wird

$$\frac{1}{A} = -\frac{1}{P} + \frac{1}{R}.$$

Man muss zwischen der hier definierten Akkommodationsbreite und der Akkommodationslinie einen bestimmten Unterschied machen. Erstere stellt ein optisches Mass der durch die Akkommodation bewirkten Zunahme der Lichtbrechung im Auge dar, während letztere die Länge der in dem umgebenden Raum befindlichen Strecke angiebt, von welcher das Auge durch seine Akkommodation ein deutliches Bild erhalten kann.

Die Akkommodationsbreite ist, wie die Erfahrung zeigt, von der Art der statischen Refraktion des Auges durchaus unabhängig. Dagegen bietet die Akkommodationslinie bei verschiedenen Refraktionszuständen erhebliche Verschiedenheiten dar.

Nehmen wir an, die Akkommodationsbreite eines Auges sei 7 Dioptrieen, und berechnen wir unter Anordnung der Gleichungen S. 203 den Abstand des Nahepunktes bei einem emmetropischen, einem myopischen (3 Dioptrieen), einem fakultativ-hypermetropischen (2 Dioptrieen) und einem absolut-hypermetropischen (10 Dioptrieen) Auge.

Der Fernpunkt liegt bei diesen Augen in einem Abstand von bezw. $+\infty$, $+33.3$ cm, -50 cm und -10 cm. Der Nahepunktsabstand beträgt daher bei dem emmetropischen Auge $+14.3$ cm, beim myopischen $+10$ cm, beim fakultativ-hypermetropischen $+20$ und beim absolut hypermetropischen Auge -33.3 cm. D. h. trotz gleichbleibender Akkommodationsbreite ist die Strecke des äusseren Raumes, welche die Augen verschiedener statischen Refraktion beherrschen, sehr verschieden, und zwar für das emmetropische Auge von $+\infty$ bis 14.3 cm vor dem Auge, für ein myopisches Auge von 3 Dioptrieen von $+33.3$ bis $+10$ cm $= 23.3$ cm, für das fakultativ-hypermetropische Auge von 2 Dioptrieen von -50 bis $+20$ cm $= \infty$; das absolut hypermetropische Auge kann es endlich nicht weiter bringen, als dass es sich von Strahlen, welche gegen einen 10 cm hinter dem Auge befindlichen Punkt konvergieren, auf Strahlen, deren Konvergenzpunkt 33.3 cm hinter dem Auge liegt, akkommodiert.

Bei binokularer Fixation ist die Akkommodationsbreite geringer als bei monokularer, was davon abhängt, dass der Nahepunkt bei der stärksten Anspannung der Akkommodation dem Auge näher rückt als der Punkt, gegen welchen bei binokularer Fixation die Gesichtslinien konvergieren können.

Die Akkommodationsbreite nimmt bei zunehmendem Lebensalter allmählich ab, wie die folgende, von Donders entworfene Tabelle näher angiebt.

Alter Jahre	Akkommodationsbreite Dioptrieen	Alter Jahre	Akkommodationsbreite Dioptrieen
10	14	45	3.5
15	12	50	2.5
20	10	55	1.75
25	8.5	60	1
30	7	65	0.75
35	5.5	70	0.25
40	4.5	75	0

Hierdurch entstehen, wie leicht ersichtlich, allmählich bedeutende Störungen. Schon wenn der Nahepunkt auf 30 cm vom Auge hinausrückt, was bei einem emmetropischen

Auge im Alter von etwa 45 Jahren der Fall ist, wird Lesen feiner Schrift und andere Nahearbeit erschwert, denn um deutliche Bilder auf der Netzhaut zu entwerfen, darf jetzt das Objekt nicht näher als etwa 30 cm gehalten werden, und bei einem solchen Abstand ist der Gesichtswinkel kleiner Objekte schon zu klein, um ein deutliches Wahrnehmen zu erlauben. Man nennt diese Störung in der optischen Wirkung des Auges Presbyopie. Diese darf nicht mit der Hypermetropie verwechselt werden, denn die Hypermetropie ist eine besondere Art der statischen Refraktion, während die Presbyopie von einer Altersveränderung der Akkommodation bedingt ist.

Die Presbyopie wird mit konvexen Linsen behandelt, deren Stärke derartig gewählt sein soll, dass die von einem dem Auge genügend nahe liegenden Punkte ausgehenden Strahlen dieselbe Richtung erhalten, wie wenn sie von dem wirklichen Nahepunkt kämen. In jenem Punkte kann also das Objekt gehalten und trotzdem deutlich auf der Netzhaut abgebildet werden.

Es sei der Nahepunktsabstand 30 cm, und man wünscht das Objekt in einer Entfernung von 14 cm deutlich sehen zu können. In der gewöhnlichen Linsenformel (II, S. 173) ist $f_1 = 14$ cm, $f_2 = -30$ cm zu setzen; F wird daher 26 cm, was ziemlich genau einer Linse von 4 Dioptrieen entspricht.

Zu den Altersveränderungen der Linse gehört endlich auch die Trübung, welche die Ursache des sogenannten grauen Staares abgiebt. Wird dann die Linse durch eine Operation extrahiert, so wird das Auge stark hypermetropisch und zwar, bei früher vorhandener Emmetropie, von etwa 10 Dioptrieen, was also die durch die Linse bewirkte Zunahme der Lichtbrechung im Auge ausdrückt.

b. Der Mechanismus der Akkommodation.

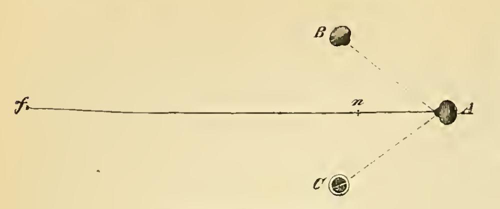
Die bei der Akkommodation stattfindende Veränderung im optischen Apparat des Auges besteht in einer Formveränderung der Linse. Zuerst wurde diese Ansicht von Descartes (1637) ausgesprochen, der entscheidende Beweis für diese Ansicht aber erst mehr als zweihundert Jahre später von Max Langenbeck, Cramer und Helmholtz (1849—1853) geliefert.

Wie schon erwähnt, kann man aus der Grösse der Spiegelbilder in einer sphärischen Fläche ihren Krümmungsradius berechnen. Es zeigt sich nun, dass bei Akkommodation für die Nähe die Spiegelbilder der Hornhaut sich gar nicht verändern, während dagegen die Spiegelbilder der vorderen Linsenfläche sowie auch, obgleich in einem viel geringeren Grade, die der hinteren an Grösse abnehmen, d. h. bei der Akkommodation werden die beiden Linsenflächen gewölbter, die vordere indes in einem beträchtlich höheren Grade als die hintere.

Um diese Formveränderungen beobachten zu können, giebt man dem beobachteten Auge zwei scharf bestimmte, in einer Linie vor ihm liegende Fixationspunkte f und n. Von einer grossen und hellen Lampenflamme, die seitwärts von der Gesichtslinie in gleicher Höhe mit dem Auge aufgestellt ist, wird Licht gegen das Auge geworfen.

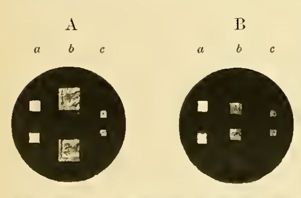
In Figur 102 sei A das beobachtete Auge und C die Flamme im Grundriss, B das Auge des Beobachters. Dieser muss nun sein Auge in gleicher Höhe mit dem beobachteten Auge und der Lampe anbringen, so dass der Winkel BAf ungefähr gleich CAf ist und so lange sein Auge in der Nähe von B hin und her bewegen, bis er die Reflexe von den beiden Linsenflächen sieht. Es ist sehr vorteilhaft, wenn man statt einer Flamme einen Schirm mit zwei senkrecht über einander stehenden Öffnungen anwendet, durch welche je eine Flamme ihr Licht wirft. Im Auge sieht man dann 3 Paar Bilder, nämlich a (Fig. 103), das stärkste, welches durch die Spiegelung in der Hornhaut

entstanden ist, *b* und *c*, welche durch die Spiegelung in der vorderen und hinteren Linsenfläche entworfen werden. Bei Einstellung des Auges für die Ferne haben die Bilder das in Figur 103 A dargestellte Aussehen; bei Nahesehen (Fig. 103 B) verändert sich das Bild *a* gar nicht, während das Bild *b* sehr erheblich an Grösse abnimmt. Durch genaue Beobachtungsmethoden kann man ausserdem konstatieren, dass auch das von der hinteren Linsenfläche entworfene Spiegelbild bei der Akkommodation für die Nähe kleiner wird.



Figur 102. Nach Helmholtz.

Bei diesen Formveränderungen der Linse steigt der Druck in der vorderen Augenkammer nicht an, auch verlässt die hintere Linsenfläche ihren Ort nicht, die Linse als Ganzes wird also nicht verschoben. Dagegen rückt die vordere Linsenfläche bei der Zunahme ihrer Krümmung nach vorn und schiebt die Regenbogenhaut vor sich, wovon man sich überzeugen kann, wenn man die Hornhaut eines Auges von der Seite und etwas von hinten betrachtet. So lange das beobachtete Auge in die Ferne blickt, sieht man die schwarze Pupille dieses Auges etwa noch zur Hälfte vor dem Hornhautrande der Sehnenhaut hervorragen. Bei Akkommodation für die Nähe bemerkt man, dass das schwarze Oval der Pupille vor der Sehnenhaut sichtbar wird (vgl. Fig. 104). Dass die Pupille selbst bei der Akkommodation enger wird, ist schon erwähnt.



Figur 103. Die Spiegelbilder in der Hornhaut (das helle Bild links) und in der vorderen (das mittlere Bild) und hinteren Linsenfläche (rechts). Nach Helmholtz. A bei Einstellung für die Ferne. B bei Einstellung für die Nähe.

Die Ordnung, in welcher diese Veränderungen bei der Akkommodation erfolgen, ist nach Tscherning: 1) Zunahme der Krümmung der vorderen Linsenfläche, 2) Kontraktion der Pupille und Zunahme der Krümmung der hinteren Linsenfläche. Die Abspannung der Akkommodation geschieht in umgekehrter Ordnung.

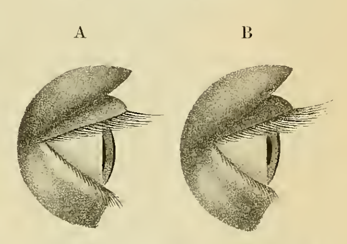
Durch diese Veränderungen in der Lichtbrechung werden die optischen Konstanten des Auges in folgender Weise verändert:

	Helmholtz I		Helmholtz II	
	Ferne	Nähe	Ferne	Nähe
Krümmungsradius der vorderen Linsenfläche	10.0	6.0	10.0	6.0
Krümmungsradius der hinteren Linsenfläche	6.0	5.5	6.0	5.5
Ort der vorderen Linsenfläche	3.6	3.2	3.6	3.2
Ort der hinteren Linsenfläche	7.2	7.2	7.2	7.2

	Helmholtz I		Helmholtz II	
	Ferne	Nähe	Ferne	Nähe
Brennweite der Linse	43.707	33.785	50.617	39.073
Hintere Brennweite des Auges . .	19.875	17.756	20.713	18.689
Vordere Brennweite des Auges .	14.858	13.274	15.498	13.990
Ort des ersten Hauptpunktes . . .	1.940	2.033	1.753	1.858
Ort des zweiten Hauptpunktes . .	2.356	2.492	2.106	2.257
Ort des ersten Knotenpunktes . .	6.957	6.515	6.968	6.566
Ort des zweiten Knotenpunktes .	7.373	6.974	7.321	6.965
Ort des vorderen Brennpunktes .	—12.918	—11.241	—13.745	—12.132
Ort des hinteren Brennpunktes . .	22.231	20.248	22.819	20.955

Die übrigen Konstanten sind gleich gross bei Einstellung für Ferne und für Nähe (vgl. II, S. 178).

Der ganze anatomische Bau des Auges zeigt, dass der Ciliarmuskel in irgend einer Weise bei der im Dienste der Akkommodation stattfindenden Veränderung in der Krümmung der Linse beteiligt sein muss. In welcher Weise dies stattfindet, darüber gehen die Ansichten indes beträchtlich auseinander.



Figur 104. Die Verschiebung des Pupillarrandes bei der Akkommodation. Nach Helmholtz. A, Einstellung für die Ferne; B, Einstellung für die Nähe.

Der Ciliarmuskel (Fig. 105) erfüllt in den Meridionalschnitten vom Auge ein dreieckiges Feld in dem Ciliarkörper. Derselbe stellt also im ganzen Umfang des Augapfels ein kreisförmiges dreiseitig prismatisches Band dar, welches, wie die Figur zeigt, vielfach von Bindegewebszügen durchflochten ist. Mit Rücksicht auf den Verlauf der Muskelfasern unterscheidet Iwanoff 3 Abteilungen, nämlich 1) im äusseren Gebiet zahlreiche meridional verlaufende Muskelbündel von dem Skleralwulst (3') nach hinten bis an die Grenze der eigentlichen Chorioidea reichend. Je weiter nach innen, um so mehr tauschen die jetzt netzförmig verflochtenen Muskelbalken die rein meridionale Richtung gegen eine radial zur inneren Seite des Dreiecks gerichtete um. Je weiter nach vorn, um so weniger spitzwinkelig treffen die Muskelbündel auf die innere Seite des Dreiecks und bilden somit die 2) radiäre Abteilung des Muskels, dessen Fasern von dem Plattenwerk des sogen. Schlemm'schen Kanals nach der ganzen inneren Seite des Dreiecks ausstrahlen. Endlich findet sich eine 3) cirkulär laufende Faserrichtung, deren stärkste Züge längs der kurzen vorderen Seite des Dreiecks und im vorderen inneren Winkel laufen. Ausserdem biegen sämtliche radiäre Bündel, an der inneren Fläche des Muskels angelangt, in cirkulärer Richtung um und bilden so ein mehr oder weniger ausgedehntes cirkuläres Muskelgeflecht an dieser inneren Fläche, das vorn an die kompakteren cirkulären Bündel des Ringmuskels grenzt.

Der Ringmuskel scheint nach Iwanoff bei Augen von verschiedener statischer Refraktion in verschiedenem Grade ausgebildet zu sein: bei den Myopen fehlt er fast vollständig, während er bei den Hypermetropen stark ausgebildet ist und etwa $^1/_3$ des ganzen Ciliarmuskels beträgt. (Nach Schwalbe.)

Die Linse ruht in einer Aushöhlung der vorderen Fläche des Glaskörpers und ist durch die Zonula Zinnii an dem Ciliarkörper aufgehängt. Die Zonula stellt die radiär gefaltete vordere Fortsetzung der Membrana hyaloidea des Glaskörpers bis zur Linsenkapsel dar. Sie umgiebt den Linsenrand und inseriert sich an der Linsenkapsel derart, dass ihre Teile ohne merkliche Grenze mit der Linsenkapsel verschmelzen. Der grössere Teil der Zonula, von der Ora serrata zur Spitze der Ciliarfortsätze, ist mit dem Ciliarkörper verwachsen. Da aber die Ciliarfortsätze den Linsenrand nicht erreichen, so findet sich zwischen ihnen und dem Linsenrand noch eine schmale Zone, innerhalb deren die Zonula der hinteren Augenkammer frei zugekehrt ist. Dieser freie Teil der Zonula (Fig. 106) besteht aus mehreren Strängen, welche in drei Gruppen geteilt werden können, einer vorderen, die zur vorderen Linsenkapsel geht, einer mittleren, deren Fasern sich senkrecht zur Kapsel unmittelbar hinter dem Äquator einsetzen, und einer hinteren, die der Hyaloidea dicht anliegt und auf die hintere Linsenkapsel übergeht. Sämtliche Stränge bestehen aus nebeneinander liegenden Fasern.

Figur 105. Meridionalschnitt durch den Ciliarkörper des Menschen. Nach Schwalbe. *1*, Hornhaut; *2*, Descemet'sche Membran; *3*, Sehnenhaut; *4*, Canalis Schlemmii; *7*, Fontana'scher Raum; *8*, Iris-Stroma; *9*, Pigmentepithel der Iris; *10*, innere bindegewebige Grenzschicht des Ciliarkörpers, in die bindegewebige Grundlage der Ciliarfortsätze übergehend; *13*, meridionale, *14*, radiäre Fasern des Ciliarmuskels; *15*, Müller'scher Ringmuskel; *16*, Cirkuläre Faserlage an der Innenfläche des Ciliarmuskels; *17*, Anfang der Aderhaut.

Unter den Hypothesen, welche die Formveränderungen bei der Akkommodation der Linse erklären wollen, ist die folgende, von Helmholtz ausgesprochene zur Zeit am allgemeinsten angenommen.

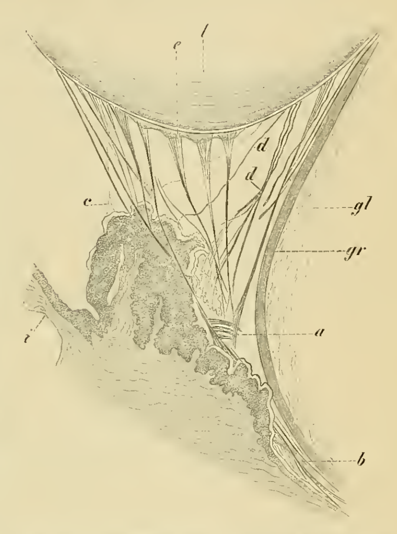
Die Linse ist ein elastischer Körper, der bei Ruhe des Ciliarmuskels durch den Zug der an ihrem Äquator sich anheftenden Zonula in radialer Richtung gedehnt und daher von vorn nach hinten etwas abgeplattet ist. Die Elasticität der Linse wird hauptsächlich von ihrer Kapsel bedingt, denn die Linsensubstanz selbst hat eine mehr schleimige als gallertige Konsistenz und zeigt keine Spur von einem Bestreben, in die frühere Form zurückzukehren.

Die meridionalen Fasern des Ciliarmuskels ziehen bei ihrer Kontraktion das am hinteren Ende der Ciliarfortsätze mit der Aderhaut fest verbundene

hintere Ende der Zonula nach vorn und heben dadurch die Spannung der Zonula und ihren Zug gegen die Peripherie der Linse auf, so dass sich infolgedessen die Linse in Richtung ihrer Axe, d. h. von vorn nach hinten, verdicken wird. Hierbei muss natürlich die Krümmung der Linsenflächen zunehmen.

Die Ringmuskelfasern hätten nur die Aufgabe, auch den vorderen Teil der Ciliarfortsätze der zurückweichenden Linse und Zonula nachzuschieben, so dass keine Zerrung in deren Gewebe und kein Zug auf den vorderen Teil der Zonula entstehen kann, wodurch die Wirkung der Meridionalfasern des Ciliarmuskels beeinträchtigt würde.

Beim ersten Anblick scheint die Presbyopie dieser Hypothese grosse Schwierigkeit darzubieten. Wegen ihrer beim höheren Alter eintretenden grösseren Festigkeit müsste ja die Linse dem Zuge der Zonula einen immer grösseren Widerstand leisten. Infolgedessen sollte man meinen, dass bei höherem Alter nicht der Nahepunkt sich vom Auge entfernte, sondern im Gegenteil der Fernpunkt immer näher heranrückte. HELMHOLTZ entgeht dieser Schwierigkeit durch die Bemerkung, dass hierbei das Brechungsvermögen der äusseren Linsenschichten zunimmt, was, wie oben ausgeführt (II, S. 176), eine Abnahme des totalen Brechungsvermögens der Linse bedingt; dadurch wird auch das Hinausrücken des Fernpunktes bei zunehmendem Alter erklärt..



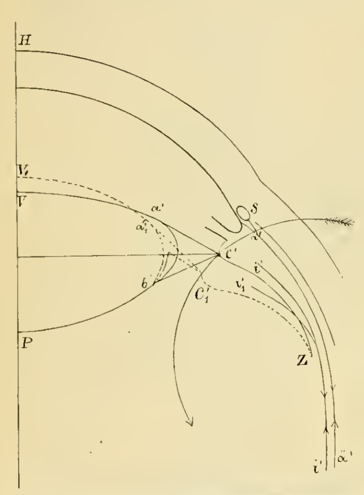
Figur 106. Zonula Zinnii eines erwachsenen Menschen, Meridionalschnitt. Nach G. Retzius. *l*, Linsenrand (Äquator); *gl*, Glaskörper; *i*, Iriswurzel; *a*, kurze, starke Anheftungsfasern der hinteren Zonulabalken; *b*, hinten aus der Glashaut entspringende Zonulafasern; *c*, vorn vor dem Ciliarprocess entspringende Zonulafaser; *d*, von dem Ciliarprocesse entspringende Zonulafasern, welche die Zonulabalken kreuzen und teilweise an ihnen haften; *e*, Räume zwischen der Linsenkapsel und der perikapsulären Membran.

In einer ganz anderen Weise als HELMHOLTZ suchen SCHÖN und TSCHERNING die Formveränderungen der Linse bei der Akkommodation zu erklären. Bei der Akkommodation ziehen sich, nach SCHÖN, die Ringfasern und ein wenig die inneren Meridionalfasern des Ciliarmuskels zusammen. Infolgedessen werden die Ciliarfortsätze nach innen und etwas nach hinten in der Richtung des Pfeiles (Fig. 107) bewegt; die Linse wird daher gegen das vordere Zonulablatt gepresst und muss daher, wie das Schema Figur 107 zeigt, eine stärkere Krümmung erhalten. Bei der Akkommodation würde also die Formveränderung der Linse nicht durch deren Elasticität, sondern durch einen auf sie wirkenden Druck zu stande kommen. Den Ringmuskelfasern wäre die hauptsächliche Aufgabe übertragen, während die äusseren meridionalen Fasern wesentlich dazu dienen sollten, den Druck im Auge durch ihren Tonus zu regulieren, und die inneren Meridionalfasern daneben auch die Aufgabe hätten, die inneren Ciliarkörperwinkel an richtiger Stelle und die Linse in bestimmter optischer Entfernung zu erhalten.

Auch TSCHERNING glaubt nicht an das Erschlaffen der Zonula bei der Akommodation; im Gegenteil muss seiner Auffassung gemäss die Zonula durch das tiefe Blatt

des Ciliarmuskels nach aussen und hinten gezogen werden, hierbei wird die Linse in ihrer Mitte mehr gewölbt, unter gleichzeitiger Abflachung der Randpartien. Durch die oberflächlichen Schichten des Ciliarmuskels wird gleichzeitig die Aderhaut gespannt und etwas nach vorn gezogen, wodurch ein Zurückweichen der Linse verhindert wird.

Der Raum erlaubt es nicht, diese verschiedenen Hypothesen näher zu erörtern. Ich erwähne nur, dass Hess in der letzten Zeit für die Hypothese von Helmholtz entschieden eingetreten ist. Wenn man durch Einträufeln von Eserin in das Auge den Akkommodationsmechanismus anregt, so findet man, dass die Ciliarfortsätze nach vorn gegen die Hornhaut und gleichzeitig einwärts gegen den Linsenrand vorrücken; infolgedessen findet man die Ciliarfortsätze vor dem Linsenäquator. Was aber am schlagendsten gegen Schön und Tscherning, deren Hypothesen unzweifelhaft fordern, dass die Linse bei der Akkommodation für die Nähe wenigstens ebenso fest liege als bei ruhendem Akkommodationsmechanismus, zu sprechen scheint, ist die Thatsache, dass die Linse bei Akkommodation für die Nähe schlottert, während sie im akkommodationslosen Auge fest liegt.



Figur 107. Schema des Akkommodationsmechanismus. Nach Schön. Die Form der Linse bei Einstellung für die Nähe ist durch die punktierte Linie angegeben.

Dem entsprechend sinkt bei starken Akkommodationsanstrengungen, wie schon früher Tscherning beobachtete, die Linse ihrer Schwere folgend nach unten; je nach der Haltung des Kopfes findet dies gegen den temporal oder nasal, gegen den frontal oder infraorbital gelegenen Teil des Ciliarkörpers statt. Der Betrag dieser Verschiebungen ist je nach der Lage des Kopfes verschieden, kann aber bei stärkster Akkommodationsanstrengung fast 1 mm erreichen. Endlich nähert sich die Linse bei starker Akkommodation und gesenktem Kopfe der Hornhaut und entfernt sich bei gehobenem Kopf von ihr. Infolgedessen ist die Akkommodationsbreite bei gesenktem Kopfe grösser als bei gehobenem.

Wie die theoretische Deutung dieser Erscheinungen auch ausfallen mag, soviel geht jedoch mit völliger Bestimmtheit hervor, dass nur die Einstellung des Auges für die Nähe, nicht die für die Ferne durch Muskelwirkung ausgeführt wird, sowie dass der hierbei thätige Muskel der Ciliarmuskel ist.

Über die Innervation des Ciliar- oder Akkommodationsmuskels besitzen wir durch eine Untersuchung von Hensen und Völckers folgende Angaben. Durch Reizung einzelner Ciliarnerven wurde die Chorioidea nach vorn gezogen, wobei die Verschiebung am Äquator etwa 0.5 mm betrug; sowohl am unversehrten Auge als nach Ablösung der Hornhaut und Iris wurde die vordere Linsenfläche vorgewölbt; die hintere Linsenfläche verschob sich ein wenig nach hinten.

Die betreffenden Fasern entstammen dem Oculomotorius. Aus den klinischen Erfahrungen, welche neulich von Stuelp zusammengestellt worden sind, scheint hervorzugehen, dass das Kerngebiet des Ciliarmuskels sehr nahe demjenigen des Sphincter pupillae liegt, und zwar befindet sich das Centrum der bei der Akkommodation wirkenden Nerven im vorderen medialen Kern des Oculomotorius vor dem des Pupillensphinkters.

Nach Morat würde die Erschlaffung des Ciliarmuskels bei Einstellung für die Ferne unter dem Einfluss des Halssympathicus stehen, dem indes von Heese entschieden widersprochen ist.

Bei der Akkommodation findet, auch wenn das eine Auge verdeckt ist, noch eine Konvergenzbewegung der Augen, also eine Zusammenziehung der MM. recti interni statt. Dieser Zusammenhang zwischen Akkommodation und Konvergenz ist aber kein unauflöslicher, denn man kann es lernen, ohne Akkommodation die Augenaxen zur Konvergenz zu bringen, und umgekehrt. Noch einfacher gelingt dies innerhalb gewisser Grenzen durch Prismen oder Linsen.

Wenn man einen Gegenstand in 30 cm Entfernung binocular fixiert und dann konkave Linsen von 4 Dioptrieen vor den Augen hält, so muss die Akkommodation jetzt natürlich stärker werden, damit ein deutliches Bild des Gegenstandes auf der Netzhaut entstehe; hierbei findet die Akkommodation für einen in $13^7/_{11}$ cm vor dem Auge liegenden Punkt statt, und dessen ungeachtet tritt kein Doppelsehen ein, d. h. die Augen konvergieren gegen den in 30 cm Entfernung befindlichen Gegenstand. Werden nun konvexe Linsen von 2.5 Dioptrieen statt der konkaven vor den Augen aufgestellt, so sind diese für einen in 120 cm Entfernung liegenden Punkt eingestellt, die Gesichtslinien konvergieren aber fortdauernd für die Entfernung von 30 cm. — Als relative Akkommodationsbreite bezeichnet Donders den bei einem gegebenen Grad von Konvergenz möglichen Umfang der Veränderungen in der Akkommodation des Auges. In dem hier angeführten Beispiel beträgt die relative Akkommodationsbreite 4 + 2.5 Dioptrieen.

§ 8. Der Augenspiegel[1].

Das in das Auge einfallende Licht wird zum grössten Teil von dem schwarzen Pigment der Netzhaut und der Aderhaut absorbiert, zum Teil aber von dem Augengrunde diffus reflektiert und kehrt durch die Pupille nach aussen zurück.

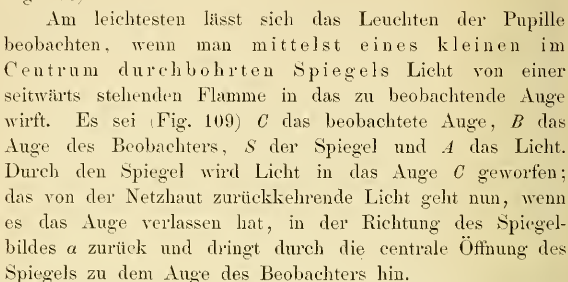
Wenn das Auge für einen leuchtenden Körper genau akkommodiert ist, werden die vom Augengrunde reflektierten Strahlen, wenn sie das Auge verlassen, genau in diesem Punkte wieder vereinigt, denn wenn ein leuchtender Punkt an den Ort des Bildes gebracht wird, so wird nun das Bild an dem Orte des leuchtenden Punktes entworfen.

Hierin liegt die Erklärung, woher es kommt, dass die Pupille gewöhnlich schwarz erscheint: um das vom beobachteten Auge austretende Licht aufzufangen, muss das Auge des Beobachters sich zwischen den leuchtenden Körper und das beleuchtete Auge einschieben — wodurch natürlich das Licht von dem Auge abgeschnitten wird.

Bei sogen. Albinos, Individuen, bei welchen das Pigment der Aderhaut fehlt, ist die Pupille nicht schwarz, sondern rot, d. h. die von dem Auge ausgehenden Strahlen können in das Auge des Beobachters eindringen. Dies ist davon abhängig, dass, wegen des Mangels an Pigment, Licht von allen Seiten und nicht nur durch die Pupille in das beobachtete Auge kommt.

[1]) Die folgende Darstellung stützt sich wesentlich auf J. Bjerrum: Vejledning i anvendelsen af œjespejlet. Kopenhagen, W. Prior. Auch die Figuren sind nach Bjerrum.

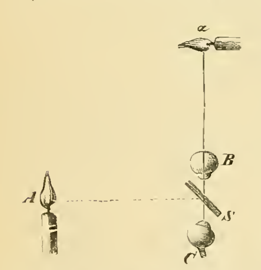
Ist das beobachtete Auge nicht für den leuchtenden Punkt eingestellt, so ist es möglich, dass das von demselben austretende Licht zum Teil in das Auge des Beobachters fällt, und in diesem Falle erscheint die Pupille leuchtend, z. B. wenn die Strahlen aus dem Auge divergent ausgehen, wie dies bei dem akkommodationslosen hypermetropischen Auge der Fall ist (vgl. Fig. 108).



Figur 108.

Am leichtesten lässt sich das Leuchten der Pupille beobachten, wenn man mittelst eines kleinen im Centrum durchbohrten Spiegels Licht von einer seitwärts stehenden Flamme in das zu beobachtende Auge wirft. Es sei (Fig. 109) *C* das beobachtete Auge, *B* das Auge des Beobachters, *S* der Spiegel und *A* das Licht. Durch den Spiegel wird Licht in das Auge *C* geworfen; das von der Netzhaut zurückkehrende Licht geht nun, wenn es das Auge verlassen hat, in der Richtung des Spiegelbildes *a* zurück und dringt durch die centrale Öffnung des Spiegels zu dem Auge des Beobachters hin.

Mittelst dieser Anordnung kann man nicht nur das Leuchten der Pupille beobachten, sondern auch, was viel wichtiger ist, ein deutliches Bild vom Augenhintergrund bekommen, wie dies zuerst von Helmholtz (1851) nachgewiesen wurde. Das hierzu benutzte Instrument benannte er Augenspiegel (Ophthalmoskop).



Figur 109. Nach Helmholtz.

Der Augenspiegel ist sogleich nach seiner Veröffentlichung eines der wichtigsten Hilfsmittel bei der Untersuchung des Auges geworden. Es giebt eine ausserordentlich grosse Zahl von verschiedenen Konstruktionen des Augenspiegels, welche natürlich hier nicht besprochen werden können.

Methodisch lässt sich der Augenspiegel in zwei verschiedenen Weisen benutzen, nämlich 1) nach der von Helmholtz ursprünglich beschriebenen Art in aufrechtem Bilde, und 2) nach einem von Ruete (1852) empfohlenen Verfahren in umgekehrtem Bilde.

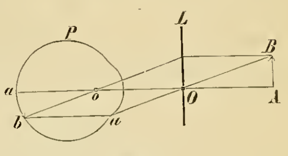
a. Das Augenspiegeln in umgekehrtem Bilde.

Beim Augenspiegeln ist das beobachtete Auge in der Regel akkommodationslos. Die vom Augengrund reflektierten Strahlen treten also bei dem emmetropischen Auge parallel aus, bei dem myopischen Auge konvergieren sie gegen den Fernpunkt, und bei dem hypermetropischen Auge sind sie divergent.

Wenn es nun gilt, den Augengrund in umgekehrtem Bilde zu sehen, so hält man in einer Entfernung von einigen Centimetern eine konvexe Linse von etwa 10 Dioptrieen vor das Auge. Diese Linse sammelt die von dem Auge ausgehenden Strahlen zu einem reellen Bilde, welches beim emmetropischen Auge im Brennpunkt der Linse, bei dem myopischen näher der Linse und bei dem hypermetropischen weiter von ihr liegt.

Dieses reelle Bild wird nun vom Beobachter wahrgenommen; der Abstand des Beobachters von der Linse muss daher etwa gleich der Summe seiner Nahepunktsentfernung und der Brennweite der Linse sein.

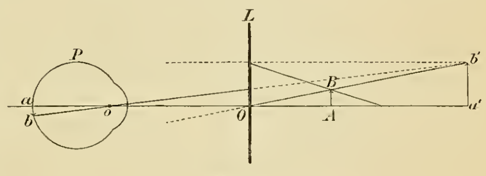
Dass das Bild umgekehrt ist, ist leicht einzusehen. Es sei P (Fig. 110) ein emmetropisches Auge, L die benutzte konvexe Linse, und wir untersuchen das Bild von der Strecke $a-b$. Das Bild des Punktes a liegt auf der Axe aO. Mit der dem Punkte b entsprechenden Richtungslinie bo sind alle die von b ausgehenden Strahlen nach der Brechung parallel, also auch der Strahl OB, der gegen den optischen Mittelpunkt der Linse gerichtet ist und daher ungebrochen bleibt. Die beiden parallelen Strahlen bo und aO werden im Punkte B vereinigt. AB ist also das umgekehrte und reelle Bild von ab.



Figur 110.

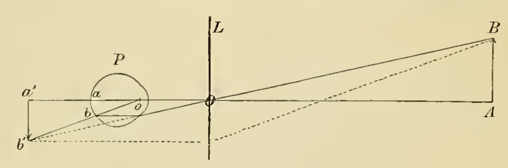
Bei einem myopischen Auge (Fig. 111) ist unter den vom Auge ausgehenden, nach dem Punkte b' hinzielenden Strahlen einer parallel der optischen Axe der Linse: er wird nach dem hinteren Brennpunkt der Linse gebrochen; ein anderer geht, ungebrochen, durch das optische Centrum O der Linse. Der Schnittpunkt dieser Strahlen (B) stellt das von der Linse entworfene reelle und umgekehrte Bild von dem Punkte b dar.

Das in dem Fernpunkte liegende Bild des Augenhintergrundes bei einem hypermetropischen Auge ist aufrecht und virtuell $a'b'$ (Fig. 112). Unter den nach b' hinzielenden Strahlen geht einer, der parallel der Linsenaxe ist, nach der Brechung in der Linse durch deren Brennpunkt; ein anderer Strahl geht ungebrochen durch das optische Centrum der Linse (b, O). Der Schnittpunkt dieser Strahlen ist das von der Linse entworfene Bild des Punktes b, das auch hier umgekehrt und reell ist.



Figur 111.

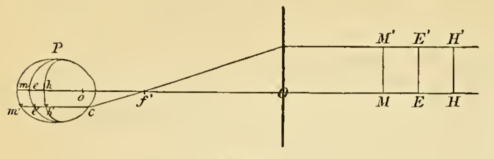
Betreffend die Vergrösserung des Augengrundes ist zu bemerken, dass diese nur beim emmetropischen Auge von dem Abstand der Linse vom untersuchten Auge unabhängig ist. Bei jedem Abstand der Linse wird nämlich das Bild des Augengrundes durch die Linie bestimmt, welche durch das optische Centrum der Linse parallel dem Richtungsstrahl bo gezogen wird (Fig. 110). Da die Strahlen parallel ausgehen, ist der Ort des Bildes immer der Brennpunkt der Linse, und der Schnittpunkt der Linien LB und OB immer das Bild von b.



Figur 112.

Wenn wir annehmen, dass im Falle von Myopie oder Hypermetropie die Anomalie durch eine Verlängerung bezw. Verkürzung der Augenaxe bedingt ist, so finden wir in Bezug auf die Vergrösserung folgendes. Es sei (Fig. 113) h die Netzhaut des hypermetropischen, e die des emmetropischen und m die des myopischen Auges. Wenn der Abstand der Linse derartig ist, dass ihr Brennpunkt mit dem vorderen Brennpunkt des Auges zusammenfällt, so sind bei allen drei Augen die Bilder gleichgross, denn der mit

der Augenaxe parallele Strahl *cm* geht nach der Brechung durch den vorderen Brennpunkt des Auges; da dieser aber auch Brennpunkt der Linse ist, so muss der Strahl nach der Brechung in der Linse parallel herausgehen. Die Bilder der Augen verschiedenen Refraktionszustandes sind gleichgross, befinden sich aber, wie schon bemerkt, in verschiedener Entfernung von der Linse.

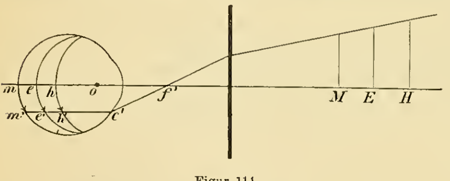


Figur 113.

Wenn die Linse dem Auge genähert wird, so divergiert der Strahl *c' m'* (Fig. 114) nach der Brechung von der Axe, die Bilder verhalten sich nun so, dass, während beim emmetropischen Auge keine Grössenveränderung erscheint, das Bild beim myopischen kleiner und beim hypermetropischen grösser wird. — Wenn endlich die Linse vom untersuchten Auge entfernt wird, so konvergiert der Strahl *m' c'* nach der Brechung in der Linse gegen die optische Axe, das Bild des hypermetropischen Auges ist jetzt kleiner, das des myopischen aber grösser als das Bild des emmetropischen Auges.

Um die Vergrösserung des Augengrundes zu berechnen, hat man beim emmetropischen Auge zu berücksichtigen, dass die Dreiecke *aob* und *AOB* (Fig. 110) ähnlich sind und dass also $\frac{ab}{AB} = \frac{ao}{AO}$; d. h. die Vergrösserung ist gleich dem Verhältnis zwischen der Brennweite der Linse und der hinteren Brennweite des untersuchten Auges. Ist die Brennweite der Linse gleich 8 cm und die hintere Brennweite des Auges $1^1/_2$ cm, so ist also die Vergrösserung $8:1.5 = 5.3$. Je stärker die Linse ist, um so geringer ist die Vergrösserung.

Betreffend das hypermetropische und das myopische Auge geht aus dem schon Ausgeführten hervor, dass die Vergrösserung hier nicht allein von der Stärke, sondern auch vom Abstand der Linse abhängig ist.



Figur 114.

Bei der Ophthalmoskopie in umgekehrtem Bilde ist das Gesichtsfeld von der Pupillengrösse unabhängig und wird nur von der Öffnung der Linse bestimmt. Wenn die Linse in solcher Entfernung vor das Auge gehalten wird, dass die Pupille in die Nähe des Brennpunktes derselben kommt, verschwindet der Pupillarrand ganz aus dem Gesichtsfelde, und die Ausdehnung des letzteren wird nur noch von der Apertur der Linse bestimmt. Bei gleicher Apertur ist das Gesichtsfeld um so grösser, je kürzer die Brennweite der Linse ist.

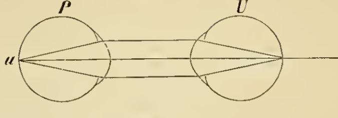
Wegen der verhältnismässig geringen Vergrösserung ist die Lichtstärke des ophthalmoskopischen Bildes ziemlich bedeutend.

b. Das Augenspiegeln in aufrechtem Bilde.

Wenn wir annehmen, dass der Beobachter selbst emmetropisch und akkommodationslos ist, so kann er selbstverständlich den Augengrund eines emmetropischen Auges ohne weiteres wahrnehmen, denn die vom Auge austretenden Strahlen sind ja parallel und werden vom emmetropischen Auge zu einem Bild auf dessen Netzhaut zusammengebrochen (Fig. 115).

Ist das untersuchte Auge myopisch, so treten die Strahlen konvergent aus und können also von dem beobachtenden emmetropischen Auge nicht zu einem Punkt auf die Netzhaut zusammengebrochen werden. Dies wird jedoch möglich, wenn man in den Weg der Strahlen eine konkave Linse stellt, welche gerade genügt, um die konvergenten Strahlen parallel zu machen.

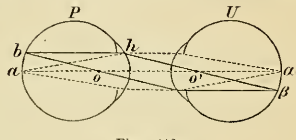
Wenn endlich das untersuchte Auge hypermetropisch ist und die Strahlen also divergent herausgehen, so werden sie durch eine in ihren Weg gestellte Konvexlinse parallel gemacht und also von der Brechung des emmetropischen akkommodationslosen Auges beherrscht.



Figur 115.

Bei dem Augenspiegeln in aufrechtem Bilde sind die betreffenden Korrektionsgläser hinter dem Spiegel angebracht und zwar in der Weise, dass das eine Glas nach dem anderen geprüft werden kann, bis man das Glas erhält, welches den aus dem Auge austretenden Strahlen die richtige, d. h. parallele Richtung giebt.

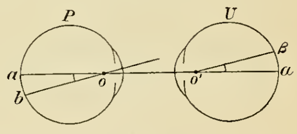
Dass das so erhaltene Bild aufrecht und virtuell ist, geht aus der folgenden Konstruktion hervor. Der auf der Axe liegende Punkt a (Fig. 116) wird im beobachtenden Auge (U) im Punkt α abgebildet. Die von dem Punkt b ausgehenden Strahlen treten parallel dem Strahl bo heraus; das Bild dieses parallelen Strahlenbündels fällt auf die Stelle β der Netzhaut, wo die durch den Knotenpunkt gezogene Richtungslinie ho' sie schneidet: d. h. das untersuchende Auge sieht das durch die Medien des untersuchten Auges entworfene Bild des Augengrundes aufrecht ganz wie alle anderen Objekte. Eine kleine Konstruktion lässt ohne Schwierigkeit erkennen, dass auch bei dem hypermetropischen und myopischen Auge das Bild aufrecht und virtuell ist.



Figur 116.

Die durch einen optischen Apparat erzielte Vergrösserung ist das Verhältnis zwischen dem Gesichtswinkel eines durch den Apparat gesehenen Gegenstandes und dem Gesichtswinkel desselben Gegenstandes ohne den optischen Apparat.

Betrachten wir die Vergrösserung einer Strecke ab im untersuchten Auge (Fig. 117), und nehmen wir fortfahrend an, dass der Beobachter Emmetrop ist. Wenn die Untersuchung in einer Entfernung von s cm stattfindet, ist der Gesichtswinkel dieser Strecke, wenn sie nicht durch die Augenmedien des untersuchten Auges, sondern baar gesehen würde, gleich $\frac{ab}{s}$. Wegen der Lichtbrechung im untersuchten Auge gestaltet sich die Sache aber anders. Die von dem Punkte b ausgehenden Strahlen sind alle, nachdem sie aus dem Auge herausgetreten sind, mit dem Strahl bo, der durch den Knotenpunkt geht, parallel. Einer von diesen Strahlen geht im Auge des Untersuchers durch den Knotenpunkt o', und das Bild von b wird auf β entworfen. Die Winkel aob und $\alpha o' \beta$ sind also gleichgross; der Gesichtswinkel für die Strecke ab ist daher $\frac{ab}{oa}$ oder, da oa gleich der hinteren Brennweite F_2 ist, $\frac{ab}{F_2}$. Zwischen den Gesichtswinkeln mit und ohne den lichtbrechenden Apparat des untersuchten Auges findet also folgendes Verhältnis statt $\frac{ab}{F_2} : \frac{ab}{s} = \frac{s}{F_2}$. Beim Augenspiegeln im aufrechten Bilde kann s etwa gleich 200 mm

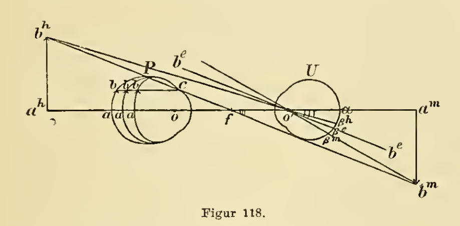


Figur 117.

gesetzt werden; im schematischen Auge ist $F_2 = 15$ mm. Die Vergrösserung ist also $\frac{200}{15} = 13.3$.

Bei einer auf Veränderung der Augenaxe beruhenden Myopie ist die Vergrösserung grösser, bei einer derartigen Hypermetropie dagegen geringer, was sich aus folgender Konstruktion ergiebt. In Figur 118 bezeichnen die Linien *a a a* im Auge *P*, von rechts nach links gerechnet, die Netzhaut bezw. des hypermetropischen, emmetropischen und myopischen Auges. Der parallel der Axe vom Punkte *b* ausgehende Strahl (*b c*) geht durch den vorderen Brennpunkt, und das Bild des Augengrundes entsteht beim hypermetropischen Auge in $a^h b^h$ im myopischen Auge in a^m b^m. *U* ist das Auge des Untersuchers. Folgen wir nun dem Strahl, welcher unter den nach dem Punkte b^h bezw. b^m zielenden Strahlen gegen den Knotenpunkt des Untersuchers gerichtet ist, so finden wir, dass das Bild von b^m auf den Punkt β^m, das von b^h auf den Punkt β^h fällt, während, wie schon bemerkt, das Bild des Punktes *b* im emmetropischen Auge dazwischen auf den Punkt β^e fällt.

Aus der Figur 118 ist ferner ohne Schwierigkeit ersichtlich, dass die Vergrösserung beim hypermetropischen Auge zunimmt und beim myopischen Auge abnimmt, wenn das Auge des Untersuchers sich dem untersuchten Auge nähert, während die Vergrösserung beim emmetropischen Auge unverändert bleibt, bis das Auge des Beobachters dem untersuchten Auge so nahe gekommen ist, dass sein Knotenpunkt mit dem vorderen Brennpunkt des letzteren Auges zusammenfällt, in welchem Falle die Bilder bei allen drei Augen gleichgross sind.



Figur 118.

Beim Augenspiegeln im aufrechten Bilde ist das Gesichtsfeld viel beschränkter als bei dem in umgekehrtem Bilde. Die Grenzen des Sehfeldes werden durch die nach dem Rande der Pupille des beobachteten Auges gezogenen Visierlinien des Beobachters bestimmt. Wenn man diese Visierlinien wie Lichtstrahlen behandelt, die von dem Mittelpunkte der Pupille des Beobachters (dem Kreuzungspunkt der Visierlinien) ausgehen, so findet man, dass das Gesichtsfeld auf der Netzhaut des beobachteten Auges dem Zerstreuungsbilde entspricht, in welchem der Mittelpunkt der Pupille des Beobachters dort erscheint. Liegt dieser Mittelpunkt im ersten Brennpunkte des beobachteten Auges, so ist der Zerstreuungskreis ebenso gross wie die Pupille des beobachteten Auges (vgl. II, S. 185). Meist wird aber das Auge des Beobachters sich dem beobachteten Auge nicht so weit annähern können, und dann wird der dem Gesichtsfelde gleiche Zerstreuungskreis kleiner als die Pupille des beobachteten Auges werden, und zwar um so kleiner, je weiter der Beobachter sich entfernt.

c. Die Bestimmung der statischen Refraktion mit dem Augenspiegel.

Wie aus dem schon Angeführten hervorgehen dürfte, liegt es sehr nahe, den Augenspiegel zur objektiven Bestimmung der statischen Refraktion des Auges zu benutzen. Wenn wir fortfahrend annehmen, dass der Beobachter emmetropisch ist, so finden wir folgendes. Sieht er ohne Korrektionslinse den Augengrund des untersuchten Auges, so ist dieses emmetropisch; braucht er aber eine konkave Linse dazu, so ist es myopisch, und braucht er eine konvexe Linse, so ist es hypermetropisch.

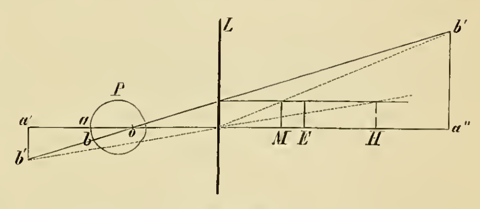
Der Grad der Myopie und Hypermetropie wird natürlich, wie bei der subjektiven Bestimmung, durch die schwächste, bezw. stärkste zum deutlichen Sehen des Augengrundes notwendige Linse bestimmt. Hierbei muss man natürlich auch die Entfernung der Korrektionslinse von dem untersuchten Auge berücksichtigen. Ist die Brennweite

der konkaven Korrektionslinse in 5 cm Entfernung vom untersuchten Auge 20 cm (= 5 Dioptrieen), so liegt der Fernpunkt dieses Auges in 25 cm Abstand von diesem, und die statische Refraktion desselben ist also nicht 5, sondern nur 4 Dioptrieen. Und wenn beim hypermetropischen Auge die Brennweite der in 5 cm Entfernung vom Auge aufgestellten Korrektionslinse 25 cm ist (= 4 Dioptrieen), so ist der Abstand des Fernpunktes hinter dem Auge gleich 20 cm und die statische Refraktion als nicht 4, sondern 5 Dioptrieen.

Wir haben bisher angenommen, der Untersucher sei emmetrop — dies ist aber wahrscheinlich nie der Fall, denn erstens ist die vollständige Emmetropie ziemlich selten, und zweitens akkommodiert man beim Sehen in geringer Entfernung immer in einem gewissen Grade. Daher muss man bei der Refraktionsbestimmung mittelst des Augenspiegels die Refraktion des eigenen Auges in Abzug bringen, und zwar ist, wenn x die gefundene Linse und D die Refraktion des eigenen Auges bezeichnen, die statische Refraktion, R, des untersuchten Auges: $R = x - D$, wobei zu berücksichtigen ist, dass die Linsen mit positiven oder negativen Vorzeichen in Rechnung zu bringen sind, je nachdem sie Sammel- oder Zerstreuungslinsen darstellen.

d. Der Astigmatismus.

Wir haben bei den bisherigen Erörterungen immer angenommen, dass eine vorhandene Refraktionsanomalie beim untersuchten Auge von einer Verkürzung oder Verlängerung der Augenaxe bedingt sei. Es kommt aber auch vor, dass dieselbe von einer verschieden starken Brechung in den lichtbrechenden Medien bedingt ist, und das Studium der hierbei stattfindenden Gesetzmässigkeiten hat besonders in Bezug auf den Astigmatismus, bei welchem gerade dies zutrifft, ein grosses Interesse.



Figur 119.

Gleich wie ein astigmatisches Auge die einfallenden Strahlen in verschiedenen Meridianen verschieden stark bricht, so können die von seinem Hintergrund ausgehenden Strahlen nicht zu einem Bild zusammengebrochen werden. Es sei das untersuchte Auge in seinem horizontalen Meridian emmetropisch und in dem vertikalen myopisch; der Untersucher sei Emmetrop und also für den horizontalen Meridian des untersuchten Auges eingestellt. Wegen der stärkeren Brechung im vertikalen Meridian wird das Bild in der Richtung dieses ausgezogen. Ist das Auge des Untersuchers dagegen myopisch und also für den vertikalen Meridian eingestellt, so werden alle Punkte des Augengrundes in horizontaler Richtung ausgezogen erscheinen. Daraus können wir schliessen, dass, wenn der Beobachter eine Kontur im untersuchten Auge scharf sieht, sein Auge für den gegen diese Kontur senkrechten Meridian eingestellt ist. Dieses, dass man bei jeder Einstellung nur eine bestimmte Kontur völlig scharf sehen kann, bildet das objektive Zeichen eines im untersuchten Auge vorhandenen Astigmatismus.

Eine andere Erscheinung, welche ebenfalls für den Astigmatismus charakteristisch ist, ist die verschieden starke Vergrösserung in verschiedenen Meridianen. Wir fangen mit dem Augenspiegeln in umgekehrtem Bilde an.

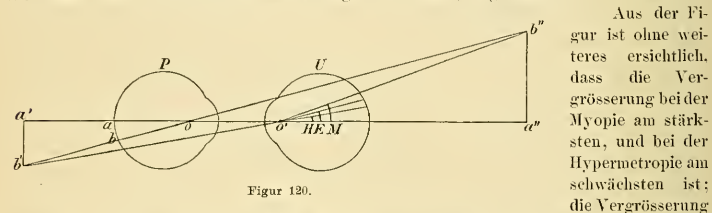
Es sei (Fig. 119) P das Auge, L die konvexe Linse. Die durch die Linse entworfenen Bilder bei verschiedener statischer Refraktion finden sich bei M (myopisches Auge), E (emmetropisches Auge), H (hypermetropisches Auge). Wir stellen die Linse so, dass der Brennpunkt mit dem Knotenpunkt des untersuchten Auges zusammenfällt.

Nach der Brechung ist der Lichtstrahl parallel der Linsenaxe: in diesem Falle ist also die Vergrösserung in allen Meridianen gleichgross.

Wird nun die Linse von dem Auge entfernt, so ist die Vergrösserung im emmetropischen Meridian unverändert (vgl. II, S. 213), im myopischen aber grösser und im hypermetropischen kleiner (vgl. II, S. 214). Wenn endlich der Brennpunkt der Linse innerhalb des Knotenpunktes des untersuchten Auges fällt, so ist die Vergrösserung in dem myopischen Meridian am schwächsten, in dem hypermetropischen am stärksten.

Hieraus folgt, dass nur im erstgenannten Falle kein Unterschied der Vergrösserung in den verschiedenen Meridianen stattfindet; sonst tritt immer ein Unterschied hervor, und zwar sind, wenn, wie gewöhnlich, der Brennpunkt der Sammlungslinse nach innen vom Knotenpunkt des untersuchten Auges fällt und der horizontale Meridian dieses Auges der am schwächsten brechende ist, die Konturen im Augengrunde in horizontaler Richtung ausgezogen; wenn aber der Brennpunkt der Linse nach aussen vom Knotenpunkt des untersuchten Auges liegt, so sind die Konturen in vertikaler Richtung ausgezogen.

Beim Augenspiegeln in aufrechtem Bilde ist die Vergrösserung im emmetropischen Meridian von dem Abstand, in welchem gesehen wird, unabhängig (vgl. II, S. 216). Um den Ort des Bildes von b (Fig. 120) im untersuchenden Auge zu finden, zieht man von den Bildern b', b'' Linien durch den Knotenpunkt o' dieses Auges. Wo diese Linien die Netzhaut dieses Auges schneiden, liegt das Bild vom Punkte b.



Figur 120.

Aus der Figur ist ohne weiteres ersichtlich, dass die Vergrösserung bei der Myopie am stärksten, und bei der Hypermetropie am schwächsten ist; die Vergrösserung nimmt bei der Myopie zu, je weiter sich das untersuchende Auge entfernt, und bei der Hypermetropie, wenn sich der Untersucher dem beobachteten Auge nähert: immer bleibt aber die Vergrösserung bei Myopie stärker als bei Hypermetropie, d. h. bei Augenspiegeln in aufrechtem Bilde werden die Konturen immer in der Richtung des am stärksten brechenden Meridians ausgezogen erscheinen.

e. Das Bild des Augengrundes.

Der Teil des Augengrundes, der bei jeder Augenspiegeluntersuchung in erster Linie wahrgenommen wird, ist die sogen. Papille, d. h. der für das Licht unempfindliche blinde Fleck, die Eintrittsstelle des Sehnerven in das Auge. Damit die Papille in das Gesichtsfeld eintrete, muss das untersuchte Auge nach innen gerichtet sein und zwar etwa so, dass es über das gleichnamige Ohr des Beobachters hinblickt.

Das Augenspiegelbild eines normalen Augengrundes ist in Figur 121 dargestellt. Der Augengrund ist rot, nur die Papille ist blass. An dem roten Grunde heben sich die Netzhautgefässe ab, deren Stämme aus der Mitte der Pupille hervortreten. Die Arterien sind durch ihre hellere rote Farbe sowie durch den stärkeren Lichtreflex von ihrer Oberfläche erkenntlich. Zwischen den Netzhautgefässen ist der Augengrund je nach der vorhandenen

Pigmentmenge hellrot bis braun; besonders in den mehr peripheren Teilen bemerkt man, wie das Gefässnetz der Aderhaut durchscheint.

Der gelbe Fleck enthält keine Gefässe. Er tritt hervor, wenn das beobachtete Auge gerade in das Auge des Untersuchers blickt.



Figur 121. Das Augenspiegelbild eines normalen menschlichen Augengrundes. Nach Uthoff.

In astigmatischen Augen ist nach dem schon Ausgeführten die Papille nicht rund, sondern oval, und zwar beim Ophthalmoskopieren in aufrechtem Bilde mit der grossen Axe in dem am stärksten brechenden Meridian (vgl. oben S. 218).

Zweiter Abschnitt.

Die Erregung der Netzhaut und die Gesichtsempfindungen.

§ 1. Die erregenden Wirkungen verschiedener Lichtstrahlen.

Die moderne Physik stellt sich vor, dass der ganze Weltraum von einer dünnen Substanz, dem Äther, angefüllt ist, welche, obgleich sie unwägbar ist, doch den allgemeinen Gesetzen folgt, die für die Bewegung der Moleküle gelten. Die Dichte des Äthers ist so gering, dass dies auf die Bewegungen der Himmelskörper keinen merkbaren Widerstand ausübt, möglicherweise mit alleiniger Ausnahme für die Kometen.

Das Licht wird nun aufgefasst als äusserst schnelle transversale, d. h. zur Fortpflanzungsrichtung des Lichtes senkrechte Schwingungen im Äther, welche von dem leuchtenden Punkt erzeugt werden und sich mit grosser Geschwindigkeit durch den Äther fortpflanzen (Huyghens 1678, Euler, Young, Fresnel).

Wenn z. B. Sonnenlicht durch einen sehr feinen Spalt in ein dunkles Zimmer fällt und in den Weg der Strahlen ein Prisma gestellt wird, so

breitet das feine Strahlenbündel sich zu einem breiteren Bilde, dem Sonnenspektrum, aus, welches nunmehr nicht wie das Sonnenlicht weiss, sondern farbig ist, und zwar kommen die Farben dort in folgender Ordnung vor: rot, orange, gelb, grün, blau, indigo und violett. Das Sonnenlicht besteht also aus Strahlen, welche durch das Prisma verschieden stark gebrochen werden, und zwar sind die roten Strahlen am wenigsten, die violetten am stärksten brechbar.

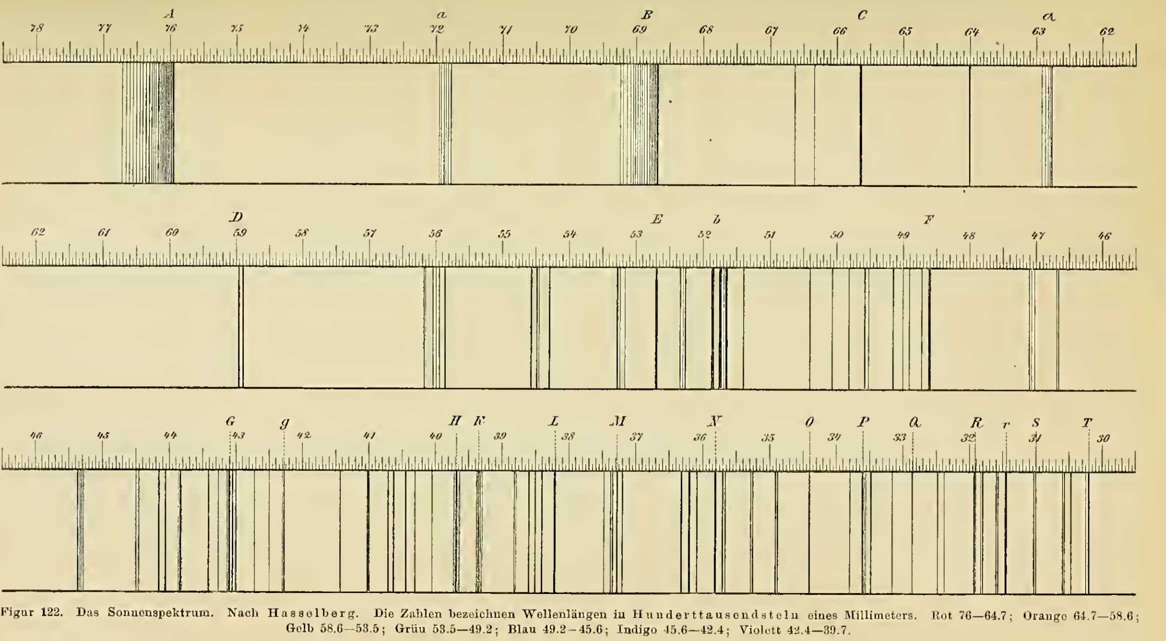
Wenn man ein möglichst reines Spektrum des Sonnenlichtes herstellt, so findet man, wie zuerst Fraunhofer gezeigt hat, in demselben eine grosse Zahl von dunklen Linien, welche zur genaueren Orientierung im Spektrum dienen, und unter welchen einige, die am stärksten hervortreten, mit den Buchstaben *A*, *B*, *C* u. s. w. bezeichnet werden (vgl. Fig. 122).

Die verschiedene Brechbarkeit der verschiedenen Strahlen ist von ihrer verschiedenen Fortpflanzungsgeschwindigkeit in festen und tropfbar flüssigen Medien bedingt. Sie unterscheiden sich ausserdem dadurch, dass ihre Schwingungszahl und also ihre Wellenlänge verschieden ist, und zwar beträgt die letztere für die Strahlen des äussersten Rot (in Millionsteln eines Millimeters) 760 (Linie *A*), und an der äusseren Grenze des Violett 397 (Linie *H*). Die Wellenlängen für die übrigen Fraunhofer'schen Linien sind in der Figur 122 eingetragen.

Das Sonnenspektrum erstreckt sich aber an beiden Seiten des sichtbaren Spektrums weit hinaus, denn das Sonnenlicht enthält auch Strahlen von grösserer Wellenlänge als 760 (ultrarote Strahlen) und von geringerer Wellenlänge als 397 (ultraviolette Strahlen). Jene sind besonders durch ihre thermischen Wirkungen, diese durch ihre chemischen Wirkungen auf gewisse Silbersalze charakterisiert. Warum sind auch diese nicht sichtbar?

a. Die ultraroten Strahlen.

Wie vom Wasser werden auch von den Augenmedien die ultraroten Strahlen absorbiert, eine starke Absorption findet aber erst von ziemlich grossen Wellenlängen an statt, und zwar verläuft bei verschiedenen Wellenlängen die Absorption in den Augenmedien derjenigen im Wasser ziemlich genau parallel und ist im grossen und ganzen gleich gross in beiden. Für das ganze Auge des Menschen ergiebt sich aus den Bestimmungen von Aschkinass, dass erst bei der Wellenlänge (λ) 872 die absorbierte Lichtmenge 10 Proc. des eingefallenen Lichtes beträgt; die Absorption steigt mit einigen Schwankungen bei zunehmender Wellenlänge, ist bei λ 980 nur noch 60 Proc., sinkt dann wieder ab, erreicht bei λ 1095 den Wert von 34.5 Proc. und erhebt sich dann weiter auf 82 Proc. bei λ 1162; sie ist 93 Proc. bei $\lambda = 1205$ und wird erst bei $\lambda = 1400$ vollständig. Die Augenmedien sind also für Strahlen bis weit ins Ultrarot genügend durchlässig. Da diese jedoch, auch wenn sie stark koncentriert ins Auge einfallen (Tyndall), keine Lichtempfindung verursachen, muss die Netzhaut notwendigerweise gegen dieselben unempfindlich sein. Dies ist für die Netzhaut von sehr grossem Nutzen, denn im entgegen-



Figur 122. Das Sonnenspektrum. Nach Hasselberg. Die Zahlen bezeichnen Wellenlängen in Hunderttausendsteln eines Millimeters. Rot 76—64.7; Orange 64.7—58.6; Gelb 58.6—53.5; Grün 53.5—49.2; Blau 49.2—45.6; Indigo 45.6—42.4; Violett 42.4—39.7.

gesetzten Fall würde die lichtempfindliche Schicht, wie Fick bemerkt, durch die ultrarote Strahlung der Netzhautgefässe ununterbrochen gereizt werden und könnte also nie ausruhen.

b. Die ultravioletten Strahlen.

In Bezug auf die Durchlässigkeit der Augenmedien, sowie betreffend die Erregbarkeit der Netzhaut durch die ultravioletten Strahlen sind im Laufe der Zeit die verschiedensten Ansichten ausgesprochen worden. Nunmehr scheint es jedoch ziemlich sicher zu sein, dass sie, wie Brücke 1845 angab, ziemlich vollständig von den Augenmedien absorbiert werden. Daher liegt die Grenze der Sichtbarkeit des Spektrums für das normale menschliche Auge, wie Widmark fand, in der Regel bei λ 378—395. Wenn die Linse durch eine Staaroperation aus dem Auge entfernt worden ist, erstreckt sich die Sichtbarkeit des Spektrums bis zu λ 340. Daraus folgt, dass die ultravioletten Strahlen von der Linse besonders kräftig absorbiert werden.

Da die Untersuchungen Widmark's unter Anwendung eines sehr reinen, diskontinuierlichen Gitterspektrums stattfanden und die Angaben der Versuchspersonen sich auf scharf hervortretende Spektrallinien bezogen, so folgt endlich, dass die Sichtbarkeit der betreffenden Strahlen nicht von einer Fluorescenz in den Augenmedien bedingt sein kann und dass also die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut durch die ultravioletten Strahlen erregbar ist. Ob die Erregung dadurch stattfindet, dass diese Strahlen in den Zapfen und Stäbchen durch Fluorescenz zuerst in Strahlen von grösserer Wellenlänge verwandelt werden, oder ob sie die Netzhaut direkt erregen, lässt sich nicht bestimmt entscheiden.

Zwischen den ultraroten und den ultravioletten Strahlen findet sich also der bemerkenswerte Unterschied, dass jene durch die Augenmedien hindurchgehen, die Netzhaut aber nicht erregen, während diese die Netzhaut erregen, gewöhnlich aber zum grössten Teil von den Augenmedien absorbiert werden.

Letzteres ist jedenfalls ein Vorteil, denn wegen der starken Brechbarkeit der ultravioletten Strahlen würde die chromatische Abweichung im Auge sonst so beträchtlich sein, dass dadurch die Schärfe des Bildes in einem bedeutenden Grade leiden müsste (Fick).

c. Die leuchtenden Strahlen.

Verschiedene Lichtquellen enthalten in verschiedener gegenseitiger Menge die verschiedenen Lichtstrahlen, was schon daraus hervorgeht, dass z. B. das Strontiumlicht rot, das Natriumlicht gelb ist u. s. w. Wenn das Licht von einer solchen Flamme durch ein Prisma gebrochen wird, so erhält man dem übereinstimmend kein kontinuierliches Spektrum, sondern ein Spektrum, welches aus mehr oder weniger zahlreichen distinkten, leuchtenden Linien besteht, welche für die verschiedenen chemischen Elemente charakteristisch sind.

Die Farbe von nicht selbstleuchtenden Körpern wird durch diejenigen Strahlen bestimmt, welche von diesen vorzugsweise reflektiert oder, bei

durchsichtigen Körpern, durchgelassen werden. Wenn z. B. eine Fläche rot ist, so wird dies dadurch verursacht, dass sie unter allen auf sie fallenden Lichtstrahlen die roten in einem verhältnismässig höheren Grade als die übrigen zurückwirft. Ebenso ist ein rotes, durchsichtiges Glas rot, weil es unter den auf dasselbe fallenden Strahlen hauptsächlich die roten durchlässt. Hierbei muss aber ganz besonders betont werden, dass jede Fläche, welche Farbe sie auch haben mag, in der Regel Strahlen jeder Wellenlänge zurückwirft, bezw. bei durchsichtigen Körpern durchlässt; es ist aber die relative Stärke dieser Reflexion bezw. Durchlässigkeit, welche die Farbe bestimmt.

Durch zweckmässige Kombination von mit Anilinpräparaten gefärbten Gelatintafeln ist es indes Kirschmann gelungen, den durchgelassenen Teil des Lichtes auf so geringe Breite zu reducieren, dass er ebenso gut als homogen gelten kann, wie eine durch Abblendung separierte Partie des Spektrums.

Wenn die Lichtstrahlen, welche auf eine Fläche fallen, alle in derselben relativen Stärke wie in dem von der (farblosen) Lichtquelle ausgehenden Licht von derselben zurückgeworfen werden, so erscheint die Fläche weiss, grau oder schwarz, je nachdem die Menge der reflektierten Strahlen grösser oder geringer ist. Mutatis mutandis gilt dasselbe natürlich auch von durchsichtigen Körpern.

Gleichgültig ob die Fläche gefärbt oder weiss, ist ihre Helligkeit von der Menge der von ihr reflektierten Strahlen abhängig: eine hellrote Fläche reflektiert viel Licht, darunter aber in verhältnismässig grosser Menge die roten Strahlen; eine dunkelrote Fläche reflektiert ebenfalls in der relativ grössten Menge dieselben Strahlen, die absolute Lichtmenge, die von ihr reflektiert wird, ist aber verhältnismässig gering.

Aus dem hier Angeführten geht endlich hervor, dass das sogen. weisse Licht immer aus Strahlen verschiedener Wellenlänge zusammengesetzt ist, sowie dass wir völlig reine Farben eigentlich nur in einem reinen Spektrum bekommen können.

§ 2. Die funktionellen Veränderungen der Netzhaut.

Bei der Erregung der Netzhaut treten in derselben mehrere objektiv nachweisbare Veränderungen von grossem Interesse auf.

a. Der Sehpurpur.

Wenn man die Netzhaut eines genügend lange im Dunkeln gehaltenen Wirbeltieres untersucht, so findet man, dass die Netzhaut desselben eine purpurne Farbe hat, welche Farbe durch die Einwirkung des Lichtes erbleicht (Boll, 1876). Die näheren Kenntnisse über diesen Gegenstand verdanken wir vor allem Kühne.

Ans Tageslicht gebracht, schlägt diese Farbe entweder allmählich in röteren Purpur, reines Rot, Orange, Gelb und Chamois um, ehe sie vollständig verschwindet, oder sie geht mit einem Schlage durch blasses Lila zur Farblosigkeit über. Die Erklärung dieser Erscheinungen liegt darin,

dass bei der photochemischen Zersetzung des Sehpurpurs nur ein farbiges Produkt, das Sehgelb, entsteht. Dessen quantitatives Verhältnis zum noch unzersetzten Purpur muss natürlich die Netzhautfarbe vor Vollendung der Lichtbleiche bestimmen. Wo das Sehgelb ebenso schnell oder schneller als der Purpur zersetzt wird, wird die Netzhaut rosa oder lila, wo das Umgekehrte stattfindet, rot, orange, chamois oder gelb.

Die Farbe wird durch Aufenthalt im Dunkeln wieder erzeugt. Das Kaninchenauge braucht dazu etwa 30—40 Minuten.

Der Sehpurpur kommt nur in den Stäbchenaussengliedern vor; er mangelt in den Zapfen und also auch in der centralen Grube der Netzhaut vollständig. Diese Thatsache sowie die verhältnismässig lange Zeit, welche die Farbe zu ihrer Regeneration nötig hat, scheint ziemlich bestimmt dafür zu sprechen, dass der Sehpurpur beim Sehen keine direkte Bedeutung wenigstens haben dürfte. Die von Helmholtz gefundene Fluorescenz der Netzhaut im ultravioletten Licht steht dagegen mit dem Sehpurpur im Zusammenhang und wird durch die Zersetzung des Purpurs hervorgerufen. Die Stäbchenschicht fluoresciert ungebleicht sehr schwach, bedeutend stärker aber, nachdem sie durch Licht vollkommen entfärbt wird.

Die Netzhautfarbe widersteht kadaverösen Prozessen, Fäulnis und manchen chemischen Einwirkungen, wird aber von vielen Reagenzien, Kalk- und Barytwasser, Ätzkali, fast allen Säuren u. s. w., aufgehoben. Von besonderem Interesse ist es, dass energische Oxydations- und Reduktionsmittel nichts über den Sehpurpur vermögen.



Figur 123. Netzhautphotographie. Nach Kühne.

Unter Umständen lässt sich die Farbe, jedoch mehr oder minder verändert fixieren. Wird z. B. eine in Alaun gehärtete Kaninchennetzhaut im Dunkeln getrocknet und länger über Schwefelsäure aufbewahrt, so wandelt sich ihr schönes Rosarot, wenn man sie wieder befeuchtet, an der Sonne allmählich wohl in Rot, Orange und Gelb, aber es ist schwer, dieses Gelb durch Licht so viel zu zerstören, dass von der Farbe nichts mehr kenntlich bleibt.

Diesen Eigenschaften des Sehpurpurs verdanken wir die Möglichkeit, ein äusseres Objekt sozusagen auf die Netzhaut zu photographieren. Ein Beispiel einer solchen Photographie giebt uns die Figur 123.

Sogar am ausgeschnittenen Auge (Frosch) findet eine Regeneration des Sehpurpurs und zwar unter der Einwirkung des retinalen Pigmentepithels statt. Indes hat das Pigment an sich keinen Anteil hieran, da die Regeneration auch bei albinotischen Augen erscheint.

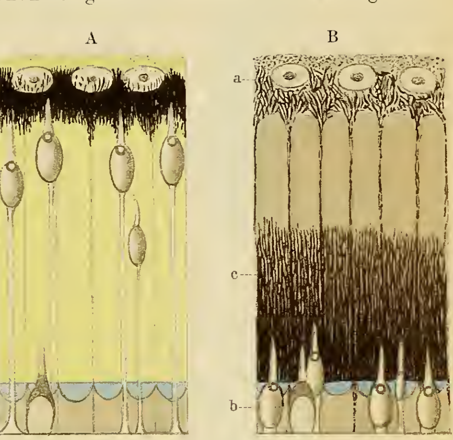
Auch in Bezug auf die Färbungserscheinungen, beim Färben der Netzhaut zu histologischen Zwecken, finden sich zwischen belichteten und unbelichteten Netzhäuten konstante Unterschiede vor: alle sauren Farbstoffe färben in der nichtbelichteten Netzhaut die Zapfenellipsoide sehr lebhaft, während sie auf die gebleichte Netzhaut kaum eine Wirkung ausüben (Birnbacher).

b. Morphologische Veränderungen bei der Netzhaut.

Wenn man das mikroskopische Präparat von der Netzhaut eines im Dunkeln aufbewahrten Frosches mit einem solchen eines dem Licht ausgesetzten vergleicht, so findet man zwischen beiden sehr beträchtliche Unterschiede.

Ein Durchschnitt der Netzhaut eines Frosches, welcher etwa eine halbe Stunde der Einwirkung des Lichtes ausgesetzt gewesen ist, zeigt, wie die mit Pigment reichlich gefüllten Ausläufer des Pigmentepithels sich bis an

die Membrana limitans externa strecken und die an dieser dicht anliegenden Aussenglieder der Zapfen umfassen. Ein ganz anderes Aussehen hat die Netzhaut des Dunkelfrosches: der Farbstoff des Pigmentepithels ist nach aussen gewandert und hat sich im Zellleibe gesammelt, und ihnen sind auch die Zapfen gefolgt. Die Zapfenaussenglieder liegen jetzt nicht mehr unmittelbar auf der Membrana limitans externa, sondern sind zum weitaus grössten Teil im mittleren Drittel der Stäbchenschicht, ja noch weiter nach aussen, nahe den Körpern der Pigmentzellen gewandert. Dies ist davon bedingt, dass sich die Zapfeninnenglieder unter Einwirkung von Licht verkürzen und im Dunkeln verlängern (Engelmann und van Genderen Stort; vgl. Figur 124).



Figur 124. Durchschnitte der Netzhaut des Frosches. Nach Engelmann. A, nach ein- bis zweitägigem Aufenthalt des Tieres in völligem Dunkel. B, nach 24stündigem Verweilen im Dunkel eine halbe Stunde hellem diffusem Tageslicht ausgesetzt.

Die Geschwindigkeit dieser Bewegungen ist derart, dass (bei Dunkelfröschen) schon mehrere Minuten nach Einwirkung hellen diffusen Tageslichtes die vorher maximal gestreckten Zapfen nahezu maximal kontrahiert sein können. Die Streckung nach plötzlicher Verdunkelung scheint im allgemeinen langsamer als die Verkürzung zu verlaufen.

Jedenfalls sind die betreffenden Veränderungen der Zapfeninnenglieder und des Pigmentepithels viel zu langsam, um bei der vom Licht bewirkten Reizung der Netzhaut eine direkte Bedeutung zu haben.

Die Bewegungen der Zapfen und Pigmentzellen sind zu einem gewissem Grade vom Nervensystem abhängig. Allerdings erscheinen die Lichtwirkungen auf das Auge auch, wenn das Gehirn zerstört wird, d. h. durch direkte Einwirkung auf die Netzhaut selbst. Bei intaktem Nervensystem treten aber diese Veränderungen in den beiden Augen auf, auch wenn nur das eine Auge belichtet wird. Es muss also eine durch Nervenbahnen vermittelte Association der Zapfen und Pigmentzellen beider Augen stattfinden. Auch durch Belichtung der Körperhaut erscheinen ähnliche Veränderungen.

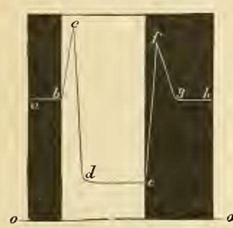
Diese Reflexe können durch keine anderen centrifugalen Nervenfasern als solche, die im Opticus verlaufen, hervorgerufen werden und man hat in der That durch direkte periphere Reizung des Opticus ähnliche Bewegungen erzielt. Im Opticus müssen also centrifugale Fasern verlaufen; nach anatomischen Untersuchungen würden diese Fasern aus dem Corp. quadrig. ant. entspringen und um die Zellen der Körnerschichten verzweigt endigen.

c. Elektrische Erscheinungen.

Im Jahre 1866 zeigte Holmgren, dass die isolierte Netzhaut Sitz eines einsteigenden elektrischen Stromes (Stäbchen und

Zapfen negativ zur inneren Fläche der Netzhaut) war, sowie dass dieser Strom bei Belichtung oder, wenn das Licht wieder entfernt wurde, eine deutliche Intensitätsschwankung erlitt, die bei verschiedenen Tieren in etwas verschiedener Weise verlief.

Der typische Verlauf der Schwankung bei einer (purpurhaltigen) Froschnetzhaut ist nach KÜHNE & STEINER und FUCHS folgender. Sofort (0.0005—0.006 Sek.) nach der Belichtung tritt eine positive Schwankung ein (*bc* Fig. 125), die ihr Maximum schnell erreicht und hierauf rasch in die negative Schwankung übergeht (*cd*), welche letztere ihr Maximum während der Dauer der Belichtung erreicht, einige Zeit auf diesem Punkte verharrt, um dann sehr langsam dem Nullpunkte zuzustreben, auch wenn die Belichtung ganz konstant bleibt. Im Moment der Verdunkelung erfolgt dann eine neue plötzliche positive Schwankung (*ef*).



Figur 125. Die Aktionsströme der Netzhaut. Schema nach Biedermann.

An gebleichten Netzhäuten treten bei Belichtung Stromschwankungen auf; diese verhalten sich indes etwas verschieden von den hier beschriebenen, indem der positive Vorschlag vollständig fehlt oder nur angedeutet ist.

Auch am unversehrten Bulbus können die Stromschwankungen bei Belichtung nachgewiesen werden, dieselben unterscheiden sich aber von den soeben beschriebenen dadurch, dass die negative Phase der Schwankung fehlt, so dass zwischen der ersten positiven Anfangs- und der zweiten ebenfalls positiven Endschwankung der Strom selbst bei minutenlanger Belichtung des Auges einen völlig gleichbleibenden Zuwachs erfährt. Diese Differenz der elektrischen Erscheinungen des Bulbus und der isolierten Netzhaut sind aller Wahrscheinlichkeit nach auf die bei der Präparation der letzteren unvermeidliche Alteration zu beziehen.

Die durch einen elektrischen Funken hervorgerufene positive Schwankung verläuft nach FUCHS unvergleichlich rascher als bei Belichtung von nicht instantaner Dauer, was andeutet, dass diese Schwankung in sehr naher Beziehung zum Akt der Erregung steht. Eine nähere Analyse der betreffenden Erscheinungen ergiebt mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass die epithelialen Elemente der Netzhaut (die Zapfen und Stäbchen) die Träger der erwähnten elektromotorischen Wirkungen sind.

§ 3. Der Verlauf der Erregung in der Netzhaut.

Um den Verlauf der Erregung in der Netzhaut festzustellen, haben wir, mit Ausnahme des im vorhergehenden Paragraphen studierten Aktionsstromes, keine objektiven Anzeichen, sondern müssen uns auf die subjektiv wahrgenommenen Erscheinungen beschränken. In einem wie grossen Teil diese von Vorgängen in der Netzhaut selbst oder von solchen in den vielen übrigen zum Hervorrufen einer bewussten Gesichtsempfindung notwendigen Teilen des Nervensystems verursacht sind, darüber lässt sich nur betreffend gewisser Einzelheiten etwas Bestimmtes sagen.

Wenn Licht in das Auge fällt, so erreicht die Empfindung nicht augenblicklich ihre volle Stärke, sondern es verstreicht eine gewisse Zeit bis zum Maximum der Erregung. Und umgekehrt, wenn das Licht erlöscht wird, so verschwindet nicht die Empfindung augenblicklich, sondern erst nach einer messbaren Zeit.

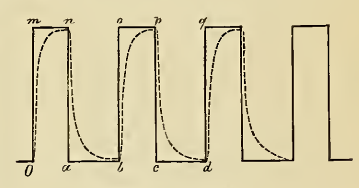
Das letztere ist sehr leicht zu beweisen. Wenn man einen Augenblick in eine helle Lichtflamme blickt, dann plötzlich die Augen schliesst und sie mit der Hand bedeckt oder in einen absolut dunklen Hintergrund blickt, so sieht man auf dem dunklen Grunde eine helle Erscheinung von der Gestalt des vorher gesehenen hellen Körpers, welche allmählich verblasst und dabei auch ihre Farbe verändert. Man nennt diese Erscheinung, bei welcher die hellen Teile des Objektes hell, die dunklen dunkel sind, ein positives Nachbild. Ein solches Nachbild hat im ersten Augenblicke die Farbe des Objektes und zeigt oft sehr genau noch die einzelnen Teile des Objektes in richtiger Gestalt und Schattierung. Das Nachbild eines weissen Objektes klingt farbig ab, und zwar geht es nach HELMHOLTZ durch grünliches Blau in Indigo, später in Violett und Rosa über: dann folgt ein schmutziges Orange, welchem sich oft noch ein schmutziges Gelbgrün anschliesst. Wenn das äussere Licht nicht blendend ist, nur sehr kurze Zeit einwirkt und wenn das Gesichtsfeld von allen Spuren äusseren Lichtes freigehalten wird, so verschwindet das positive Nachbild gewöhnlich ohne Weiteres.

Figur 126. Nach Helmholtz.

Der Nachweis, dass auch das Ansteigen der Empfindung eine gewisse Zeit braucht, ist nicht viel schwieriger.

Zu diesem Zwecke brauchen wir nur eine mit schwarzen und weissen Sektoren überzogene kreisrunde Scheibe in Rotation zu versetzen, indem wir sie z. B. auf einen einfachen Kreisel kleben (Fig. 126). Die weissen Sektoren entsenden viel Licht in das Auge, während die schwarzen als völlig lichtlos aufgefasst werden können, da die von ihnen reflektierte Lichtmenge eine sehr geringe ist.

Bei einer geringen Rotationsgeschwindigkeit treten die schwarzen und weissen Sektoren deutlich von einander isoliert hervor. Wird die Geschwindigkeit grösser, so werden die Ränder der Sektoren verwischt, und zwar gilt dies sowohl von den vorderen als den hinteren (nach der Richtung der Rotation gerechnet) Rändern. Hierin liegt schon der Beweis dafür, dass die Erregung der Netzhaut nicht augenblicklich ihr Maximum erreicht, denn dann müssten sich die vorderen Ränder ganz scharf abzeichnen, während nach dem, was wir über das Abklingen der Reizung schon bemerkt haben, es ganz selbstverständlich ist, dass die hinteren Ränder undeutlich werden sollen (vgl. die unterbrochene Linie in Fig. 127).



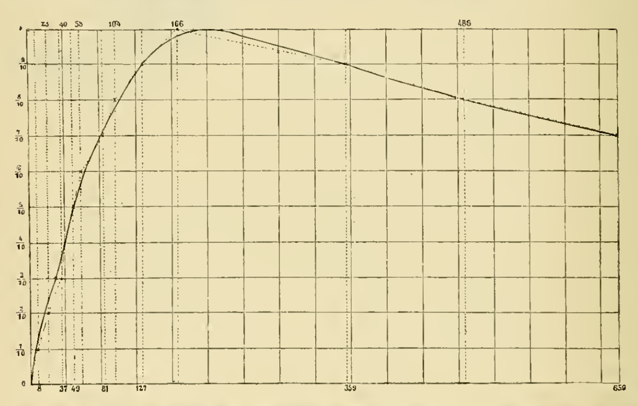
Figur 127. Nach Fick.

Bei einer grösseren Rotationsgeschwindigkeit finden die von den weissen Sektoren ausgehenden Strahlen nicht mehr die genügende Zeit, um auch für einen noch so kurzen Augenblick das Maximum der Erregung hervorzurufen, das Licht wird aber andererseits von den schwarzen Sektoren nie vollständig gelöscht, und die Helligkeit der schwarzen und weissen Sektoren oscilliert nun um einen mittleren Wert. Von einer gewissen Geschwindigkeit an erscheint die ganze Scheibe gleichmässig grau, und zwar ist ihre Helligkeit derjenigen gleich, welche entstehen würde, wenn das von den weissen Sektoren reflektierte Licht gleichmässig über die ganze Scheibe verteilt würde.

Wenn eine Netzhautstelle also in regelmässig periodischem Wechsel während einer gewissen Zeit a durch Strahlen von einer gewissen Intensität getroffen wird und während einer gewissen Zeit b vollständig unbestrahlt bleibt, so wird, bei genügend kurzer Dauer der ganzen Periode $a + b$, die

Empfindung eine völlig stetige und von einer Stärke, die einer andauernden Reizung der Netzhaut durch eine Strahlung von der Intensität $\frac{a}{a+b}$ entspricht (TALBOT's Satz). Die Dauer der Periode $a+b$ braucht bei mittlerer Lichtstärke nicht kürzer als 0.04 Sekunden zu sein.

Durch genauere Versuche, deren ziemlich komplicierte Methodik wir hier nicht beschreiben können, hat EXNER gezeigt, dass das Maximum der Erregung um so früher eintritt, je stärker das Licht ist, d. h. dass ein an sich weniger helles Objekt durch längere Dauer seiner Wirkung eine ebenso intensive Lichtempfindung hervorrufen kann, als ein helleres Objekt bei kürzerer Dauer. Unter gewissen Voraussetzungen hat EXNER aus seinen Versuchsresultaten für einen bestimmten Helligkeitswert die Abhängigkeit der Erregung von der Zeit berechnet, welche seit Beginn der Reizung verstrichen ist. Die Resultate sind in der Figur 128 graphisch dargestellt (betreffend den absteigenden Ast, vgl. unten).



Figur 128. Die Erregung der Netzhaut als Funktion der Zeit. Nach Exner. Die Abscisse bezeichnet die Zeit, die Ordinaten die Empfindungsstärke.

Auch für reine Farben gilt, dass die Erregung, um ihr Maximum zu erreichen, eine gewisse Zeit fordert. Die verschiedenen Farben rufen aber nicht in einer und derselben Zeit das Maximum der Erregung hervor und klingen auch nicht in genau derselben Zeit ab. Dies geht z. B. daraus hervor, dass die aus weissen und schwarzen Sektoren bestehende Scheibe (Fig. 126) bei einer gewissen mittleren Rotationsgeschwindigkeit flimmert, d. h. die Ränder der Sektoren sind nicht allein undeutlich, sondern zeigen ausserdem ein Spiel von allen möglichen Farben. Wir haben hier ein Mittel, ohne Prismen oder andere derartigen Vorrichtungen das weisse Licht subjektiv in seine Komponenten zu zerlegen.

Die Thatsache, dass verschiedene Farben eine verschieden lange Zeit brauchen, um das Maximum der Erregung zu bewirken, geht noch deutlicher daraus hervor, dass ein

Spektrum ganz farblos und am roten Ende verkürzt erscheint, wenn man es eine überaus kurze Zeit betrachtet. Dauert die Einwirkung etwas länger, so scheint das Spektrum aus einem roten und blauen Teil zu bestehen, und zwar sind die bei dauernder Betrachtung grünen, blauen und violetten Strahlen nunmehr alle blau. Auf annähernd gleiche physiologische Intensität gebracht, bringen die roten Strahlen am schnellsten die volle Erregungsstärke zu Wege, weniger schnell die blauen und am wenigsten schnell die grünen (KUNKEL).

Die hier besprochenen Erscheinungen haben im alltäglichen Leben eine sehr grosse Bedeutung, denn aus dem verhältnismässig trägen Verlauf der Erregung des Sehorgans folgt, dass wir mit dem unbewaffneten Auge eine einigermassen schnelle Bewegung nie in ihren Einzelheiten verfolgen können. Statt dessen erhalten wir von derselben nur einen mehr oder weniger verwischten Eindruck, und die Haltung eines laufenden Pferdes, wie sie die Momentphotographie wiedergiebt, ist uns vollkommen fremd.

Wenn wir die in regelmässigen und nicht allzu langen Intervallen aufgenommenen Bilder einer Bewegung, z. B. der eines laufenden Pferdes, mit genügender Geschwindigkeit dem Auge vorführen, so bekommen wir den Eindruck, als ob wir die Bewegung selbst sähen, indem die einzelnen Bilder sich zu einer stetig wechselnden Gesamtvorstellung zusammensetzen.

Auf diese Eigentümlichkeit unseres Sehorgans gründet sich z. B. das Thaumatrop, welches in der letzten Zeit unter dem Namen Kinematograph eine hohe Vervollkommnung gewonnen hat.

§ 4. Die Ermüdung und Erholung der Netzhaut.

a. Ermüdung und Erholung.

Wenn man eine Zeit lang, bei mässigem Licht etwa 5—15 Sekunden, einen hellen Gegenstand genau fixiert und darnach den Blick auf eine gleichmässig beleuchtete Fläche richtet, so nimmt man an derselben ein Nachbild des beobachteten Gegenstandes wahr, in welchem, im Gegensatz zu dem schon studierten positiven Nachbild, die hellen Teile des Objektes dunkel erscheinen, und umgekehrt.

Diese Erscheinung ist von der Ermüdung des Sehorgans und zwar aller Wahrscheinlichkeit nach der Netzhaut selbst bedingt. Beim Fixieren des hellen Objektes ermüdet die Netzhautstelle, auf welche das Bild derselben fällt: wenn nun Licht von der gleichmässig beleuchteten Fläche die Netzhaut trifft, so wird diese Stelle nicht so stark erregt als der übrige, relativ ausgeruhte Teil der Netzhaut, und daher erscheint diese Stelle im Vergleich mit den übrigen Teilen des Gesichtsfeldes dunkel.

Man kann nachweisen, dass die Helligkeit eines betrachteten Gegenstandes auch während des Fixierens infolge der Ermüdung allmählich und zwar ziemlich schnell abnimmt. Die in der Figur 128 gezeichnete Kurve zeigt, dass schon nach 0.217 Sekunden die Erregung allmählich eine schwächere wird, d. h. dass innerhalb 0.217 Sekunden sich die Ermüdung in diesem Falle deutlich geltend gemacht hat. Ja sogar während des aufsteigenden Teiles der Kurve macht sich der Einfluss der Ermüdung dadurch geltend, dass die Kurve von ihrem geradlinigen Verlauf abweicht und in langsamerer Steigung ihr Maximum erreicht.

Den weiteren Verlauf der Netzhautermüdung hat C. F. MÜLLER in folgender Weise untersucht. Er betrachtete ein weisses Papierstück vor schwarzem Grunde eine bestimmte

Zeit hindurch und liess plötzlich ein graues Papier von photometrisch gemessener Helligkeit daneben halten. Durch Probieren wurde ein Stück von solcher Helligkeit herausgefunden, dass es dem anhaltend fixierten weissen Papier gleich erschien. Dabei stellte es sich heraus, dass durch die Ermüdung die Helligkeit anfangs am schnellsten und dann immer langsamer abnimmt. Das während der ganzen Nacht ausgeruhte Auge ermüdet in den ersten 5 Sekunden viel mehr, als das während des Tages nur bis zum vollständigen Verschwinden aller Nachbilder geruhte. Nach diesen Versuchen kann ferner geschlossen werden, dass ein und dasselbe Objekt dem vollständig ausgeruhten Auge auf den ersten Blick etwas mehr als doppelt so hell erscheint als am Abend, wo das Auge den ganzen Tag hindurch nur flüchtig ausgeruht hat (Fick).

Dass die Ermüdung am Abend dennoch nicht weiter fortgeschritten ist, hat seine Ursache teils darin, dass wir durch Blinken mit den Augenlidern das Licht von der Netzhaut ziemlich oft, wenn auch nur für eine kurze Zeit, abblenden, teils darin, dass wir nur ausnahmsweise einen hellen Gegenstand eine längere Zeit hindurch fixieren. Die im umgebenden Raume befindlichen dunklen oder wenig lichtstarken Objekte gestatten dem Auge in einem gewissen Grade wenigstens auszuruhen. Wenn der umgebende Raum aber von hellen Gegenständen erfüllt ist, wie dies z. B. bei einem von der Sonne beleuchteten Schneefeld der Fall ist, dann wird das Auge unvergleichlich schneller ermüdet (über die ausserdem durch die Einwirkung der ultravioletten Strahlen hervorgerufenen Veränderungen in den vorderen Augenmedien vgl. I, S. 56).

Wenn das Licht zu stark ist, so wird die Netzhaut geblendet, d. h. es treten anatomische Veränderungen in der Netzhaut ein, welche für eine längere oder kürzere Zeit oder für immer die Leistungsfähigkeit derselben an der betroffenen Stelle aufheben. Diese Veränderungen lassen sich nach Widmark der Hauptsache nach als ein Oedem der Netzhaut mit Nekrose ihrer nervösen Elemente charakterisieren.

b. Die Adaptation.

Wie aus dem sub a Ausgeführten hervorgeht, ändert sich die Empfindlichkeit des Sehorgans fortwährend, sowohl wenn Lichtreize auf dasselbe einwirken, als auch bei Abhaltung alles objektiven Lichtes. Diese Veränderungen der Empfindlichkeit werden von Aubert als Adaptation der Netzhaut bezeichnet.

Wenn wir aus einem hellen Zimmer in ein dunkles gehen, woselbst sich nur eine ganz schwache Lichtquelle befindet, so sehen wir anfangs gar nichts, allmählich wird aber die Empfindlichkeit der Netzhaut grösser, und die schwache Lichtquelle ruft eine deutlich wahrnehmbare Erregung hervor, ja kann, nach längerem Aufenthalt des Auges im dunklen Zimmer, ohne unter den Schwellenwert herabzusinken, ihrer Intensität nach in einem sehr erheblichen Grade vermindert werden. Nach Aubert nimmt die Empfindlichkeit in den ersten Minuten rasch zu, dann langsamer und langsamer, und ist nach etwa 10 Minuten ungefähr 25 mal, nach 2 Stunden ungefähr 35 mal grösser als im Anfange.

Wenn man dann, nachdem das Auge vollkommen ausgeruht ist, wieder in ein hell beleuchtetes Zimmer geht, so wirkt das starke Licht im ersten Augenblick blendend auf die nun äusserst empfindliche Netzhaut ein, nach einer kurzen Zeit hat indessen ihre Erregbarkeit wieder soweit abgenommen, dass keine Überreizung mehr stattfindet. Das dunkeladaptierte Auge hat sich für die jetzt stattfindende Helligkeit adaptiert. — Dass sich der Adaptationszustand der Netzhaut je nach der Stärke des einwirkenden Lichtes verändert, scheint auch daraus hervorzugehen, dass innerhalb ziemlich weiter Grenzen der Lichtstärke die Grösse der Pupille gleichbleibt und nur im Moment, wo sich die Helligkeit verändert, eine von dieser Veränderung hervorgerufene Schwankung darbietet (vgl. II, S. 202).

§ 5. Die Helligkeit in den verschiedenen Teilen des Spektrums. — Physiologische Verschiedenheiten der Stäbchen und Zapfen.

Ohne weitere Untersuchungen findet man beim Anblick eines Sonnenspektrums sogleich, dass in demselben alle Teile nicht gleichhell sind, sondern dass die Stelle zwischen den Linien *D* und *E* bei weitem am hellsten erscheint; von da nimmt die Helligkeit gegen das rote und violette Ende anfangs schnell, dann langsamer und zuletzt wieder schneller ab. Diese Unterschiede sind nicht von den Verschiedenheiten in der Energie der Lichtstrahlen von verschiedener Wellenlänge bedingt, denn wenn man die Energie durch ihre thermischen Wirkungen bestimmt, so zeigt es sich im Gegenteil, dass die roten Strahlen, welche eine verhältnismässig geringe Helligkeit haben, einen beträchtlich grösseren Wärmewert besitzen als die dem Auge am hellsten erscheinenden gelben Strahlen, und dass das Maximum der Energie sich sogar nicht in dem leuchtenden, sondern in dem ultraroten, nicht sichtbaren Spektrum findet. Die grössere Helligkeit der gelben Lichtstrahlen ist also allein davon bedingt, dass sie gerade auf die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut die stärkste Wirkung ausüben.

Die folgende Tabelle zeigt nach Fraunhofer und Vierordt die Helligkeit der verschiedenen Teile des Sonnenspektrums an:

Licht	Fraunhofer	Vierordt
Rot *B*	32	22
Orange *C*	94	128
Rötlichgelb *D*	640	780
Gelb *D—E*	1000	1000
Grün *E*	480	370
Blaugrün *F*	170	128
Blau *G*	31	8
Violett *H*	6	1

Wenn man die relative Helligkeit der Farben bei ungleicher absoluter Lichtstärke untersucht, so findet man, dass sie sich in einem sehr bemerkenswerten Grade verändert. Schon Purkinje zeigte, dass ein roter und ein blauer Gegenstand, die bei heller Beleuchtung etwa den Eindruck gleicher Helligkeit machen, bei stark herabgesetzter Beleuchtung ungleich werden, und zwar so, dass der blaue weit heller erscheint (Purkinje's Phänomen). Viel später zeigten Hering und Hillebrand, dass ein sehr lichtschwaches Spektrum von dem gut dunkeladaptierten Auge vollkommen farblos gesehen wird und dabei in einer Helligkeitsverteilung, welche sich von der gewöhnlichen, dem lichtstarken Spektrum eigentümlichen, sehr auffällig unterscheidet, indem das Helligkeitsmaximum gegen das brechbarere Ende verschoben ist, das rote Ende unter Umständen ganz unsichtbar sein kann.

Das Farbloserscheinen schwachen Lichtes von nicht zu grosser Wellenlänge soll, nach A. König, nicht mehr zu bemerken sein, sobald es sich um kleine leuchtende Felder handelt, deren Bild vollständig in die centrale Netzhautgrube fällt. Hier werde vielmehr

mit alleiniger Ausnahme von einem Gelb ($\lambda = 580$) jeder Lichtpunkt, sobald er überhaupt wahrnehmbar ist, auch sogleich in seiner Farbe erkannt. Demgegenüber haben Versuche von Sherman ergeben, dass auch das Blau, bevor es gänzlich verschwindet, in farbloses Licht übergeht.

v. Kries bemerkte, dass bei dunkeladaptiertem Auge solche Lichter, die bei direkter Fixation verschwinden, peripher sehr deutlich, aber stets farblos gesehen werden, mit alleiniger Ausnahme für das Rot. Dieses wird auch bei der kleinsten Intensität stets sogleich in seiner Farbe erkannt, und es lässt sich bezüglich seiner Wahrnehmung niemals eine Überlegenheit der Peripherie über das Centrum, weder bei hell- noch bei dunkeladaptiertem Auge konstatieren.

Beim dunkeladaptierten Auge begegnen wir also einer ganz eigenartigen, von der gewöhnlichen verschiedenen Wirkungsweise unseres Sehorgans, welche aber scheint, der Netzhautgrube abzugehen.

Diese Eigentümlichkeit stellen v. Kries und Parinaud mit den Differenzen zusammen, welche sich in Bezug auf den anatomischen Bau zwischen der Fovea centralis und den übrigen Teilen der Netzhaut vorfinden. Die in jener fehlenden Stäbchen seien derjenige Apparat, welcher die eigentümliche Art des Sehens bei schwachem Licht und dunkeladaptiertem Auge verursacht.

Charakteristisch für diesen Apparat im Vergleich mit der Netzhautgrube wären 1) totale Farbenblindheit, d. h. die Eigenschaft, bei Reizung mit jeder beliebigen Lichtart nur farblose Empfindungen zu liefern; 2) eine Erregbarkeit vorwiegend durch mittel- und kurzwelliges Licht, und zwar so, dass im prismatischen Spektrum das Wirkungsmaximum im Grün liegt, während das rote Ende nahezu oder ganz unwirksam ist; 3) eine sehr hochgradige Adaptationsfähigkeit, so dass, wenn wir uns aus vollem Tageslicht in einen sehr schwach erhellten Raum begeben, die Erregbarkeit, anfangs schnell, später langsamer ansteigend, allmählich Werte erreicht, die die im Hellen stattfindenden um ein Vielfaches übertreffen.

Die optischen Funktionen wären also nach dieser, von anderen allerdings widersprochenen Auffassung zwischen dem Stäbchenapparat einerseits und dem Zapfenapparat andererseits geteilt. Dieser letztere stellt den farbentüchtigen Apparat dar, welcher (ausser den Farbenempfindungen) bei Reizung mittels bestimmter Lichtgemische, sowie durch sehr schwaches monochromatisches Licht die Empfindung von Weiss hervorrufen kann. Bezüglich seiner Leistung ist er auf eine etwas grössere Lichtstärke angewiesen, und in seinen Empfindungseffekten kann er sehr hohe Werte erreichen. Die Stäbchen stellen einen noch bei weit geringeren Lichtstärken leistungsfähigen Apparat dar, welcher aber farbenblind ist, nur hell und dunkel zu unterscheiden gestattet, vermutlich auch keine sehr intensiven Lichtempfindungen zu liefern vermag. Im allgemeinen werden wir bei hellem Lichte mehr mit den Zapfen, bei geringen mehr mit den Stäbchen sehen.

Auf Grund vergleichend-anatomischer Thatsachen kam Max Schultze schon vor Jahren zu einer entsprechenden Ansicht bezüglich der Aufgabe der Stäbchen. Er be-

merkte nämlich, dass sowohl bei Säugetieren als bei Vögeln diejenigen, welche nach ihrer Lebensweise besonders für das Sehen bei sehr geringem Licht eingerichtet sein müssen (Maus, Fledermaus, Katze, Igel, Maulwurf, Eule), eine an Stäbchen vorzugsweise reiche Netzhaut besitzen, während die Zapfen sehr zurücktreten oder gänzlich fehlen.

Die Erfahrungen über die Veränderungen der Helligkeitsverteilung im Spektrum bei dunkeladaptiertem Auge lassen sich unschwer mit der hier dargestellten Ansicht in Übereinstimmung bringen. Je mehr die Helligkeit abnimmt, um so mehr muss sich der Einfluss des bei schwacher Lichtstärke verhältnismässig kräftigeren Stäbchenapparates auf Kosten des Zapfenapparates geltend machen, und infolgedessen muss die Helligkeitsverteilung im Spektrum bei dunkeladaptiertem Auge eine andere als bei helladaptiertem werden; die gegenseitige Helligkeit eines roten und eines blauen Objekts, welche bei heller Beleuchtung gleich lichtstark erscheinen, muss sich bei dunkeladaptiertem Auge zu Gunsten des blauen verändern; u. s. w.

In wesentlicher Übereinstimmung mit König stellt v. Kries die Thätigkeit des Stäbchenapparates mit dem Sehpurpur in einen gewissen Zusammenhang. Zwischen der Helligkeitsverteilung im lichtschwachen Spektrum und der Lichtabsorption durch den Sehpurpur findet eine annähernde Übereinstimmung statt. Auch die Lebhaftigkeit, mit der Strahlen verschiedener Wellenlänge auf den Sehpurpur einwirken, entspricht ungefähr diesen Verhältnissen. Man darf daher vermuten, dass die Zersetzung des Sehpurpurs für die Erregung der Stäbchen von Bedeutung sei. Wenn diese Annahme richtig ist, so folgt daraus, dass der starke Wechsel des Purpurreichtums auch mit dem Wechsel der Erregbarkeit, der Hell- und Dunkeladaptation in Zusammenhang zu bringen sei. v. Kries ist indes keineswegs geneigt dazu, die Adaptation ganz ausschliesslich hierauf zurückzuführen. Vielmehr wird erstens einmal auch an die Wanderung des Pigmentes zu denken sein. Daneben ist wohl noch die Beteiligung irgend welcher ganz anderer Faktoren möglich.

§ 6. Die Farbenempfindungen.

a. Die Unterschiedsempfindlichkeit für Farben.

Aus dem schon Ausgeführten geht hervor, dass wir in Bezug auf die Farben die von der lebendigen Kraft der Ätherschwingungen abhängige Helligkeit (Lichtstärke), den von der Wellenlänge abhängigen Farbenton sowie die Reinheit der Farbe, den Sättigungsgrad (Nüance) zu unterscheiden haben.

Über das Vermögen des Auges, Variationen in dieser Hinsicht zu unterscheiden, liegen unter anderem folgende Angaben vor.

1) Die Unterschiedsempfindlichkeit bei den verschiedenen Farben für die Helligkeit. Alle Beobachter, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben, stimmen darin überein, dass sich der Weber'sche Satz innerhalb gewisser, ziemlich weiter Grenzen auch für die reinen Farben wie für das Weiss bewährt. Die absoluten Werte, die von verschiedenen Beobachtern gefunden wurden, zeigen dagegen sehr erhebliche Differenzen.

Nach LAMANSKY und DOBROWOLSKY wäre die Empfindlichkeit des Auges gegen Helligkeitsdifferenzen für verschiedene Farben sehr verschieden. Die Unterschiedsschwelle ist nach dem ersteren für Grün und Gelb $^1/_{286}$, für Blau $^1/_{212}$, für Violett $^1/_{109}$, für Orange und Rot $^1/_{78}$, bezw. $^1/_{70}$. DOBROWOLSKY's Werte sind für Indigo und Violett $^1/_{208}$—$^1/_{206}$, für Rot (Linie *C*) $^1/_{25}$, für Cyanblau $^1/_{132}$, für Orange, Goldgelb und Grün $^1/_{33}$, $^1/_{46}$, $^1/_{50}$, für das äusserste Rot $^1/_{14}$. Viel geringer sind die von KÖNIG und BRODHUN für die Unterschiedsempfindlichkeit gefundenen Zahlen, welche übrigens im Gegensatz zu den von den übrigen Autoren mitgeteilten, bei den verschiedenen Farben keine erheblichen Abweichungen darbieten, und zwar beträgt die Unterschiedsschwelle nur etwa $^1/_{46}$—$^1/_{51}$.

2) Die Unterschiedsempfindlichkeiten für Veränderungen des Farbentones. Die folgende Tabelle enthält nach DOBROWOLSKY Angaben, um wie viel sich die Wellenlänge einer gegebenen Strahlung verändern muss, um einen merkbar verschiedenen Farbeneindruck zu machen.

Fraunhofer'sche Linie	Ein merkbarer Unterschied des Farbentones bei einer Veränderung der Wellenlänge um
B	$^1/_{115}$
C	$^1/_{167}$
C—D	$^1/_{331}$
D	$^1/_{772}$
D—E	$^1/_{246}$
E	$^1/_{340}$
E—F	$^1/_{615}$
F	$^1/_{740}$
G	$^1/_{272}$
G—H	$^1/_{146}$

Die Empfindlichkeit des Auges für Differenzen in der Wellenlänge ist also an sich sehr gross, für verschiedene Strahlungen aber sehr verschieden. Das Maximum der Unterschiedsempfindlichkeit finden wir im Gelb (*D*) und in Blau (*F*).

3) Die Unterschiedsempfindlichkeit für Veränderungen hinsichtlich des Sättigungsgrades der verschiedenen Farben. Als gesättigte Farben bezeichnet man solche, welche nur aus einer bestimmten Strahlengattung bestehen und keine Zumischung weissen Lichtes enthalten — was eigentlich nur bei den reinen Spektralfarben vorkommt (vgl. jedoch II, S. 223). Durch Zugabe von Weiss zu einer beliebigen Farbe wird also ihr Sättigungsgrad verändert. In Bezug auf die Empfindlichkeit des Auges für Differenzen der Sättigung hat AUBERT unter Anwendung der MASSON'schen Scheibe (II, S. 77) folgendes gefunden. Auf einer weissen Scheibe wird ein farbiger Sektor immer erkannt, wenn derselbe 3° beträgt, in der Mehrzahl der Fälle sogar wenn er 2° beträgt; die Unterschiedsschwelle wäre daher $^1/_{120}$ bis $^1/_{180}$. Ferner kann ein Kranz von verschiedener Nüance noch erkannt werden, wenn der Kranz aus 106° Orange und 254° Schwarz, der Grund der Scheibe aus 105° Orange und 255° Schwarz zusammengesetzt ist; u. s. w.

Aus dem hier Angeführten geht also hervor, dass die Fähigkeit des Auges, Differenzen der Farben zu unterscheiden, sehr fein ausgebildet ist, da jeder Farbenton, welcher unterschieden werden kann, nach seiner Intensität in sehr weitem Umfange und die Töne und Intensitäten wiederum in alle möglichen Nüancierungen verändert werden können. Die Zahl der Farbenempfindungen, die wir also unterscheiden können, muss daher sehr gross sein. v. Kries schätzt sie bei den gewöhnlichen Helligkeiten, in denen wir Körperfarben sehen, auf wenigstens etwa 5—600 000. Nach Herschel unterscheiden die Mosaikarbeiter des Vatikans 30 000 verschiedene Farben.

b. Die successive Farbeninduktion.

Wenn man ein rotes Objekt, das sich auf einem weissen Grund befindet, während einiger Sekunden scharf fixiert (Fig. 129) und dann den Blick auf den weissen Grund wendet, so sieht man daselbst ein deutliches Nachbild



Figur 129.

des Objekts, welches dasselbe ganz genau wiedergiebt, indes mit dem Unterschied, dass die Farbe eine ganz andere ist und zwar, statt rot, grünblau.

Ist das Objekt grünblau, so wird in derselben Weise ein rotes Nachbild erhalten.

Zu jedem Farbenton im Spektrum findet sich nun ein anderer, welcher auf ganz dieselbe Weise wie in dem hier angeführten Beispiel vom ersten hervorgerufen wird und seinerseits den ersten als Nachbild erzeugt (successive Farbeninduktion). Nur das reine Grün bildet eine übrigens nur scheinbare Ausnahme von dieser Regel: als Nachbild nach Fixieren eines grünen Objekts erscheint nämlich Purpur, eine Farbe, die im Spektrum nicht vorkommt, deren Beziehungen zum Spektrum sogleich erwähnt werden sollen.

Die Farbenpaare, welche solcherart einander gegenseitig hervorrufen, sind nach Helmholtz folgende:

Farbenpaare	Wellenlängen
Rot-Grünblau	656—492
Orange-Blau	608—490
Goldgelb-Blau	585—485
Goldgelb-Blau	574—482
Gelb-Indigblau	567—465
Gelb-Indigblau	565—462
Grüngelb-Violett	564— von 433 ab.

Diese Erfahrungen zeigen also, dass das objektive Licht in einer anderen als der schon erwähnten Weise (II, S. 228) subjektiv zerlegt

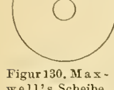
werden kann, sowie dass zwischen verschiedenen Farbentönen eine gewisse Beziehung stattfindet. Um diese Thatsachen, welche die Grundlage für jede Farbentheorie bilden müssen, näher zu erforschen, müssen wir die Erscheinungen untersuchen, welche bei der Mischung verschiedener Farben auftreten.

c. Die Methoden der Farbenmischung.

Als Mischung zweier oder mehrerer Farben bezeichnet man diejenige Farbe, welche entsteht, wenn eine bestimmte Stelle der Netzhaut gleichzeitig von Strahlen verschiedener Wellenlänge getroffen wird. Jede Farbenmischung ist also eine Summation verschiedener Lichtstrahlen.

Da die Unterscheidung feiner Nüancen in Bezug auf die Farben nicht anders möglich ist, als wenn eine Farbe mit einer anderen verglichen wird, so gilt bei allen Versuchen über Farbenmischung als allgemeine Regel, dass die durch die Mischung entstehende Farbe mit einer anderen verglichen werden soll.

Die beste und für viele Aufgaben einzig mögliche Art der Farbenmischung ist die, reine Spektralfarben zu mischen. Dies geschieht durch komplicierte Apparate, die es erlauben, von zwei Spektren Strahlen verschiedener Wellenlängen zu isolieren und auf denselben Ort zu werfen, woselbst die Mischung mit der Vergleichsfarbe zusammengestellt wird.



Figur 130. Maxwell's Scheibe.

Die verschiedenen Strahlen fallen in diesem Falle gleichzeitig in das Auge hinein. Man kann aber den Versuch so anordnen, dass die zu prüfenden Strahlungen successiv in das Auge fallen. Wenn die Aufeinanderfolge derselben genügend schnell ist, so wird dabei, ganz wie bei den oben (II, S. 228) besprochenen Versuchen, eine Mischung auf der Netzhaut selbst stattfinden.

Zu diesem Zwecke benutzt man seit Maxwell Scheiben mit radialem Schlitz (Fig. 130), deren viele mittelst des Schlitzes hintereinander gesteckt und gegeneinander verschoben werden können, so dass von jeder Scheibe ein Sektor von einer bestimmten Anzahl von Graden zu sehen ist. Man benutzt Scheiben zweierlei Grösse, um gleichaussehende Mischungen von verschiedenen Komponenten vergleichen zu können, und befestigt alle beide durch eine Schraube an eine ebene Blechscheibe, die von einem Uhrwerk bewegt wird.

Man giebt dann die Menge der einzelnen Komponenten in Graden eines Kreisbogens an. Wenn durch eine Mischung von Rot, Grün und Blau ein Grau erhalten wird, welches genau ebenso aussieht wie ein aus Mischung von Schwarz und Weiss gewonnenes Grau, so wird die Gleichung des Farbenkreisels z. B.

$$165 \text{ Rot} + 122 \text{ Grün} + 73 \text{ Blau} = 100 \text{ Weiss} + 260 \text{ Schwarz}.$$

Diese und andere ähnliche Methoden, bei welchen von Pigmenten reflektierte Farben gemischt werden, leiden an dem Übelstande, dass die gefärbten Flächen kein homogenes Licht, sondern Strahlen aller möglichen Wellenlängen zurückwerfen (vgl. II, S. 223), und infolgedessen kann eine Gleichung wie die obige nie ganz richtig sein, denn es ist nicht anzunehmen, dass die benutzten Pigmente ausser den roten, grünen und blauen Strahlen die übrigen Strahlen in einer genau gleichen Menge reflektieren. Genauere Resultate werden unter Anwendung des Farbenkreisels mit den oben (II, S. 223) erwähnten monochromatischen Gelatineplatten bei durchfallendem Lichte erhalten.

Nicht angewendet werden darf dagegen die Methode der Mischung pulveriger oder flüssiger Pigmente, denn der gemischte Farbstoff giebt keineswegs ein Licht, welches die Summe des von den einzelnen, in der Mischung enthaltenen Farbstoffen reflektierten, bezw. durchgelassenen Lichtes wäre.

Nehmen wir, um dies deutlich zu machen, zunächst farbige Flüssigkeiten, deren Farbe, wie schon bemerkt, durch diejenigen Lichtstrahlen bedingt ist, welche von den-

selben vorzugsweise durchgelassen werden. Mischt man nun zwei farbige Flüssigkeiten miteinander, welche sich gegenseitig chemisch nicht verändern, so dass die Absorption jeder einzelnen für sich unverändert bleibt, so gehen nur solche Strahlen durch die Mischung, welche von keiner der beiden Flüssigkeiten absorbiert werden. Eine blaue Flüssigkeit lässt die blauen Strahlen ziemlich ungeschwächt, etwas weniger die grünen und violetten, schlecht dagegen die roten und gelben hindurch. Eine gelbe Flüssigkeit dagegen lässt das Gelb fast ungeschwächt, gut auch noch Rot und Grün, schlechter Blau und Violett hindurch. Unter solchen Umständen wird durch eine Mischung aus einer gelben und blauen Flüssigkeit meistenteils das Grün am besten hindurchgehen, weil die blaue Flüssigkeit die roten und gelben, die gelbe Flüssigkeit die blauen und violetten Strahlen zurückhält. Hierbei findet natürlicherweise keine Summation des Lichtes statt, sondern im Gegenteil eine Art von Subtraktion, insofern die gelbe Flüssigkeit von den durch die blaue gegangenen Strahlen noch alle die wegnimmt, welche in ihr der Absorption verfallen. Daher sind auch Mischungen farbiger Flüssigkeiten in der Regel viel dunkler als jede einzelne Flüssigkeit für sich.

Bei den pulverigen Farbstoffen verhält es sich ganz ähnlich. Wir müssen jedes einzelne Pulverteilchen eines Farbstoffes als ein kleines durchsichtiges Körperchen betrachten, welches das Licht durch Absorption färbt. Wenn nun Licht auf ein solches aus durchsichtigen Teilen bestehendes Pulver fällt, wird ein kleiner Teil an der oberen Fläche reflektiert, der Rest dringt ein und wird erst von den tiefer liegenden Begrenzungsflächen der Pulverteilchen zurückgeworfen. Eine einzelne Tafel von weissem Glas reflektiert von senkrecht einfallendem Licht $^1/_{25}$, zwei solche $^1/_{13}$, eine grosse Zahl fast alles. Bei Pulver aus weissem Glas müssen wir folglich schliessen, dass bei senkrechter Incidenz ebenfalls nur $^1/_{25}$ des auffallenden Lichtes von der obersten Schicht reflektiert wird, das übrige von den tieferen Schichten. Ebenso muss es sich für blaues Licht bei blauem Glas verhalten. Es wird also bei farbigen Pulvern stets nur ein kleiner Teil des Lichtes, welches sie geben, von der obersten Schicht reflektiert, bei weitem das meiste aus tieferen Schichten. Das von der obersten Fläche reflektierte Licht ist weiss, wenn die Reflexion nicht eine metallische ist; erst das aus den tieferen Flächen zurückkehrende ist durch Absorption gefärbt, um so tiefer, je länger sein Weg in der Substanz gewesen ist. Daher ist auch gröberes Pulver desselben Farbstoffes dunkler gefärbt als feineres. Bei der Reflexion kommt es nämlich nur auf die Zahl der Oberflächen, welche bei einem feineren Pulver grösser ist, und nicht auf die Dicke der Teilchen an. Die Reflexion an den Oberflächen der Pulverteilchen wird geschwächt, wenn wir ein flüssiges Verbindungsmittel zwischen sie bringen, dessen Brechungsvermögen dem ihrigen näher steht als das der Luft. Daher sind trockene Pulver von Pigmenten in der Regel weisslicher, als wenn sie mit Wasser oder Öl durchtränkt sind.

Wenn nun ein gemischtes farbiges Pulver Licht nur aus der obersten Schicht reflektierte, in welcher Teilchen von beiden Farben gleichmässig durcheinander liegen, würde das zurückgeworfene Licht wirklich die Summe des Lichtes sein, welche die einzelnen ungemischten Pulver geben. Für die grössere Menge reflektierten Lichtes aber, welches aus den tieferen Schichten zurückkommt, ist das Verhältnis ebenso wie bei gemischten farbigen Flüssigkeiten. Dieses Licht hat auf seinem Wege Pulverteilchen von beiderlei Art passieren müssen und enthält also nur noch diejenigen Lichtstrahlen, welche durch beide Arten von Pulverkörnchen hindurchgehen können. Für den grösseren Teil des Lichtes, welches von gemischtem Farbenpulver zurückgeworfen wird, findet also nicht eine Summation beider Farben, sondern eine Subtraktion statt. Daher erklärt sich auch die Thatsache, dass die Mischungen von Pigmenten viel dunkler sind, als die einfachen Pigmente, namentlich wenn ihre Farben weit auseinander liegen (Helmholtz).

d. Die Resultate der Farbenmischung.

Unter den Ergebnissen der Farbenmischung interessieren uns in erster Linie die bei Mischung derjenigen Farbenpaare, welche sich gegenseitig als

Nachbilder hervorrufen. Es zeigt die Erfahrung, dass jedes Paar dieser Farben, wenn sie in gewisser gegenseitiger Intensität mit einander gemischt werden, die Empfindung weiss oder grau[1]) hervorrufen.

Da sich diese Farben gegenseitig zu Weiss vervollständigen und die eine gerade das giebt, was der anderen mangelt, um Weiss zu sein, nennt man sie komplementäre Farben. Eine Zusammenstellung dieser Komplementärfarben haben wir bereits für die verschiedenen Hauptabschnitte des Spektrums gegeben.

Es ist selbstverständlich, dass man durch Mischung zweier Komplementärfarben nur in demjenigen Fall Weiss erhalten kann, wenn beide Farben in richtiger gegenseitiger Intensität gemischt werden. Es zeigt nun die Erfahrung, dass die Lichtintensitäten zweier komplementärer einfacher Farben, welche zusammen gerade Weiss geben, dem Auge durchaus nicht immer gleich hell erscheinen. Wenn wir, der Einfachheit wegen, nur das helladaptierte Auge betrachten, so sind bei Mischung von Spektralfarben, nach Helmholtz, nur bei Cyanblau und Orange Mengen der beiden Farben von einer dem Auge gleich erscheinenden Lichtmenge notwendig. Sonst erscheinen Violett, Indigblau und Rot dunkler als die komplementären Mengen des dazu gehörigen Grünlichgelb, Gelb oder Grünlichblau. Die Spektralfarben haben demnach in Mischungen verschiedene färbende Kraft, sie sind gleichsam Farben von verschiedenem Sättigungsgrade. Violett ist am meisten gesättigt, die anderen folgen ungefähr in folgender Reihe: 1) Indigblau, 2) Rot und Cyanblau, 3) Orange und Grün, 4) Gelb.

Weiss kann also in sehr verschiedener Weise hervorgerufen werden, nämlich erstens durch das Zusammenwirken aller im Sonnenlicht enthaltenen Strahlen, wenn sie in derselben Proportion, wie sie dort gemischt sind, vorkommen, und zweitens durch die regelrechte Mischung je zweier komplementärer Farben. Es ist uns aber unmöglich, mit dem Auge zu unterscheiden, inwiefern ein gegebenes Weiss aus allen Strahlen des Sonnenspektrums, oder aus Rot und Grünblau, Orange und Blau, u. s. w. zusammengesetzt ist: alles dieses Weiss zeigt keine qualitativen Verschiedenheiten, sondern nur quantitative, welche von der verschiedenen Lichtstärke bedingt sind und in keinem Zusammenhang mit den in jedem Falle beteiligten Farbentönen stehen. Das Auge analysiert also nicht; ihm ermangelt vollständig die beim Ohr so hoch entwickelte Fähigkeit, einen gegebenen Eindruck in dessen einzelne Komponenten zu zerlegen.

Bei der Mischung zweier Farben, welche keine Komplementärfarben sind, entsteht kein Weiss, sondern eine neue Farbe.

Wenn Rot und Violett, d. h. die äussersten Farben des sichtbaren Spektrums, gemischt werden, so entsteht Purpur, der einzige Farbenton der im Spektrum nicht vorkommt. Das Purpur ist die Komplementärfarbe zu Grün (vgl. oben S. 235) und ist durchaus verschieden von den Farben, durch deren Mischung es entsteht.

Wenn zwei einfache Farben gemischt werden, welche im Spektrum weniger voneinander entfernt sind als die Komplementärfarben, so ist die Mischung eine der zwischen-

[1]) Grau ist ja nur ein lichtschwaches Weiss.

liegenden Farben und geht im allgemeinen desto mehr in das Weisse, je grösser der Abstand der gemischten Farben ist, wird dagegen desto gesättigter, je kleiner ihr Abstand. Mischt man dagegen zwei Farben, die im Spektrum weiter voneinander abstehen als Komplementärfarben, so erhält man Purpur oder solche Farben, die zwischen einer der gemischten und dem entsprechenden Ende des Spektrums liegen. In diesem Falle ist die Mischung desto gesättigter, je grösser der Abstand der gemischten Farben im Spektrum ist, sie ist desto weisslicher, je kleiner ihr Abstand ist (Helmholtz).

In folgender Tabelle habe ich nach Helmholtz die Resultate der Mischung verschiedener Spektralfarben übersichtlich dargestellt. An der Spitze der vertikalen und horizontalen Kolumnen stehen die einfachen Farben; wo sich die betreffende vertikale und horizontale Kolumne schneiden, ist die Mischfarbe angegeben, welche übrigens immer bei verändertem Mischungsverhältnis durch die in der Spektralreihe dazwischenliegenden Farben in jede der beiden einfachen Farben der Mischung übergehen kann.

	Violett	Indigblau	Cyanblau	Blaugrün	Grün	Grüngelb	Gelb
Rot	Purpur	dk. Rosa	wss. Rosa	*Weiss*	wss. Gelb	Goldgelb	Orange
Orange	dk.[1]) Rosa	wss. Rosa	*Weiss*	wss. Gelb	Gelb	Gelb	
Gelb	wss.[2]) Rosa	*Weiss*	wss. Grün	wss. Grün	Grüngelb		
Grüngelb	*Weiss*	wss. Grün	wss. Grün	Grün			
Grün	wss. Blau	Wasserblau	Blaugrün				
Blaugrau	Wasserblau	Wasserblau					
Cyanblau	Indigblau						

e. Zur Theorie der Farben.

Da eine Menge verschiedener Farbentöne inkl. Weiss durch Mischung zweier anderer hervorgerufen werden kann, und da das Auge nicht analysiert, so ist es ersichtlich, *dass wir die ganze Reihe verschiedener Farbentöne durch geeignetes Zusammenwirken einiger weniger einfacher Farben erzielen können.* Als solche hat man diejenigen Farben gewählt, welche durch Mischung von anderen nicht oder wenigstens nicht in voller Sättigung erhalten werden können, und man hat diese Farben als *fundamentale* oder *Grundfarben* bezeichnet. Für Thomas Young, der dieses Kriterium aufstellte, waren die Grundfarben *Rot*, *Grün* und *Violett*. Er stellte sich vor, dass *in jedem Teil der Netzhaut, die aller Farbenempfindungen fähig ist, drei getrennte Nervenelemente vorhanden sind:* Reizung des ersten erregt die Empfindung des Rot; Reizung des zweiten die des Grün, Reizung des dritten die Empfindung des Violett. Da die Einwirkung des Lichtes auf die lichtempfindlichen Teile der Netzhaut aller Wahrscheinlichkeit nach einen chemischen Prozess darstellt, bei welchem gewisse Verbindungen zersetzt werden, so würden in der Netzhaut drei verschiedene, den drei Grundfarben entsprechende *Sehsubstanzen* anzunehmen sein.

Objektives homogenes Licht erregt die drei Arten von Fasern je nach seiner Wellenlänge in verschiedener Stärke. Die rotempfindenden Fasern werden am stärksten erregt von dem Lichte grösster Wellenlänge, die grün-

[1]) dk. = dunkel. — [2]) wss. = weiss.

empfindenden von dem Lichte mittlerer Wellenlänge, die violettempfindenden von dem Lichte kleinster Wellenlänge. Indessen ist dabei nicht ausgeschlossen, sondern muss vielmehr zur Erklärung einer Reihe von Erscheinungen angenommen werden, dass jede Spektralfarbe alle Arten von Fasern erregt, aber die einen schwach, die anderen stark. In Figur 131 stellen nach Helmholtz die drei Kurven ganz schematisch etwa die Stärke der von den verschiedenen Lichtstrahlen hervorgerufenen Erregung dieser drei Faserarten dar.

Das einfache Rot erregt stark die rotempfindenden, schwach die beiden anderen Faserarten; Empfindung: rot.

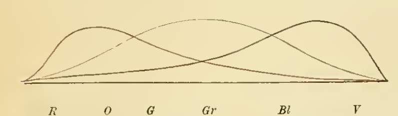
Das einfache Gelb erregt mässig stark die rot- und grünempfindenden, schwach die violetten; Empfindung: gelb.

Das einfache Grün erregt stark die grünempfindenden, viel schwächer die beiden anderen Arten; Empfindung: grün.

Das einfache Blau erregt mässig stark die grün- und violettempfindenden, schwach die roten; Empfindung: blau.

Das einfache Violett erregt stark die gleichnamigen, schwach die anderen Fasern; Empfindung: violett.

Erregung aller Fasern von ziemlich gleicher Stärke giebt die Empfindung von Weiss oder weisslichen Farben.



Figur 131. Die Erregbarkeit der verschiedenen Lichtpercipierenden Elemente durch Lichtstrahlen von verschiedener Wellenlänge. Nach Helmholtz.

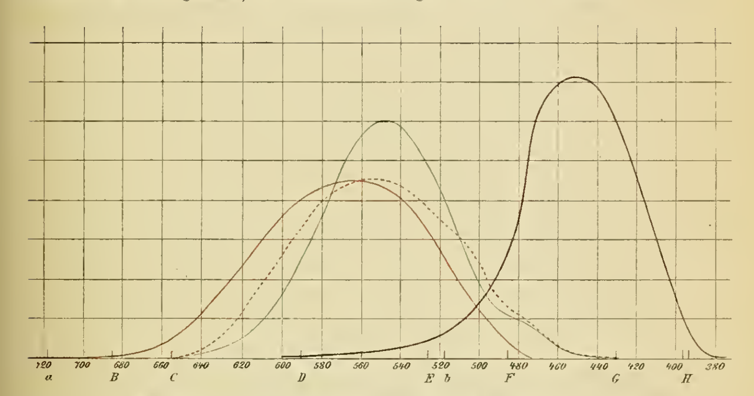
Da nach dieser Hypothese das Farbensystem eines normal sehenden Menschen die Annahme von drei Grundfarben fordert, nennt man die Augen dieser Klasse trichromatisch.

Von der Young-Helmholtz'schen Hypothese ausgehend haben König und Dieterici sehr ausgedehnte Messungsreihen ausgeführt und aus denselben die Form ihrer Empfindlichkeitskurven für drei Elementarempfindungen berechnet. Da sie gefunden haben, dass in dem äussersten Rot und in dem äussersten Violett nur Unterschiede der Helligkeit, nicht aber solche des Farbentones zu finden sind und diese Strecken vom Beginn des leuchtenden Spektrums bis etwa zur Wellenlänge 655 nahe der Linie *C*, sowie von der Wellenlänge 430, nahe der Linie *G*, bis zum violetten Ende des Spektrums reichen, so müssen diese Strecken des Spektrums allein die rot- bezw. violettempfindenden Fasern reizen. Die Ergebnisse, welche Mittelwerte für die beiden Autoren darstellen, sind in der Figur 132 graphisch wiedergeben.

Rayleigh, Donders u. a. haben bemerkt, dass unter den Trichromaten zwei verschiedene Gruppen zu unterscheiden sind. Zu der einen, der öfter vorkommenden und also typischen gehören Augen, deren Farbensystem hier graphisch dargestellt ist. Die Augen der anderen Gruppe sind dadurch charakterisiert, dass die Grünkurve namentlich in ihrem vorderen Teile sich der Rotkurve (die unterbrochene rote Linie in Fig. 132) beträchtlich nähert. Die Abweichung zwischen diesen Arten trichromatischer Augen zeigt sich deutlich, wenn man von ihnen das Verhältnis bestimmen lässt, in welchem spektrales Rot und Grün zu Goldgelb verbunden werden. Die normalen Augen nehmen dazu meist dreimal soviel Grün als die der zweiten Gruppe.

Die Macula ist wie bekannt gelb tingiert und ihr Pigment zeigt vom Grüngelb an eine merkliche Lichtabsorption, welche mit abnehmender Wellenlänge immer stärker wird (Sachs). Die nahe liegende Annahme, dass die soeben erwähnten Unterschiede des Farbensystems bei verschiedenen Trichromaten lediglich auf eine verschieden hochgradige Pigmentierung zurückzuführen seien, ist indes nicht erlaubt, denn hierbei würden Differenzen bezüglich der Strahlen geringerer Wellenlänge erklärlich, nicht aber die Differenzen in dem roten Ende des Spektrums. Wenn nicht in diesen Fällen das Makularpigment einer ganz anderen Art als das normale ist, so muss das betreffende „anomale trichromatische System“ von einer abweichenden Beschaffenheit der Sehsubstanzen selbst bedingt sein (König, v. Kries).

König ist gewillt, in den Stäbchen, bezw. dem Sehpurpur den Träger der Blaukomponente zu sehen; die Empfindung blau würde durch die Zersetzung des Sehpurpurs ausgelöst werden und dieser Auffassung gemäss wäre die der Stäbchen ermangelnde Netzhautgrube blaublind. Dieser Angabe ist indes von mehreren Seiten (Hering, v. Kries, Gad) widersprochen worden: rein blaue Objekte von nicht gar zu geringer Lichtstärke werden sicher blau gesehen, auch wenn ihr Bild ganz auf die Fovea fällt.



Figur 132. Die Erregbarkeit der verschiedenen lichtpercipierenden Elemente durch Lichtstrahlen von verschiedener Wellenlänge. Nach König und Dieterici.

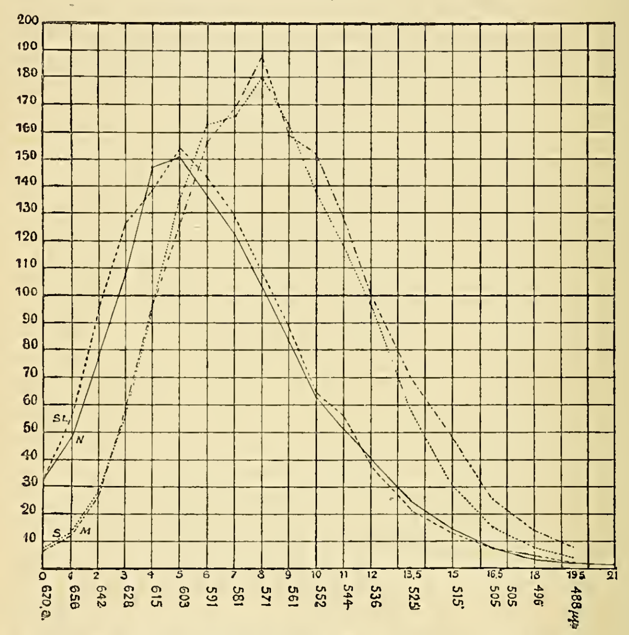
Es giebt aber auch Augen mit anderen Farbensystemen, Augen, für welche zu jedem homogenen Licht eine gleicherscheinende Mischung zweier bestimmter Lichter, eines lang- und eines kurzwelligen gefunden werden kann; das Farbensystem ist also hier dichromatisch. Diese abnorme Beschaffenheit des Farbensinnes ist in der Regel angeboren und wird als Farbenblindheit bezeichnet. Wenn nun das Farbensystem des normalen Auges aus drei Komponenten besteht, so könnte dasjenige des Dichromaten aus diesem durch Fehlen eines gewissen Bestandteils entstanden sein. Nach der Young-Helmholtz'schen Hypothese wären also drei Arten von Farbenblindheit möglich: Rotblindheit, Grünblindheit und Violettblindheit.

Unter Bezugnahme auf diese Hypothese hat man die bei den verschiedenen Arten von Farbenblindheit auftretenden Verwechslungsfarben theoretisch konstruiert und dieselben auch in der Praxis mehr oder weniger deutlich bestätigt gefunden. Für einen

Rotblinden würde das spektrale Rot, welches nur schwach die grünempfindenden, fast gar nicht die violettempfindenden Elemente erregt, dieselbe Empfindung als ein gesättigtes, lichtschwaches Grün erwecken. Spektrales Gelb würde als lichtstarkes gesättigtes Grün erscheinen. Grün und Blau würden, in richtiger gegenseitiger Mischung, dieselbe Empfindung als Weiss hervorrufen. Im brechbarsten Teil des Spektrums kämen nur unerhebliche Differenzen zwischen dem Rotblinden und dem Normalsehenden vor.

Bei dem Grünblinden wird das Grün dieselbe Empfindung verursachen wie Weiss und Purpur, da alle drei die noch vorhandenen Komponenten gleichstark reizen u. s. w.

Inwiefern diese Konstruktion richtig ist, darüber ist viel gestritten worden, und nur sehr genaue und eingehende Untersuchungen können hierbei

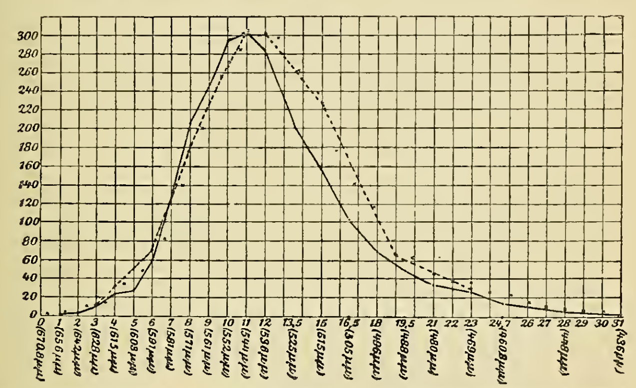


Figur 133. Verteilung der Rotwerte im Dispersionsspektrum des Gaslichtes für zwei Rotblinde (*S.* · · · · · ·, *M.* –·–·–·–) und für zwei Grünblinde (*N.* ———, *St.* - - - - - -). Nach v. Kries.

eine bestimmte Antwort geben. Ich muss indes darauf verzichten, eine grössere Anzahl solcher Untersuchungen hier zu besprechen und erwähne nur folgende Beobachtungen von v. Kries, die in dieser Beziehung von einem grossen Interesse sind. v. Kries untersuchte, wie verschiedene Dichromaten (nach der Young-Helmholtz'schen Hypothese Rot- und Grünblinde) aus einem langwelligen und einem kurzwelligen Licht eine Mischung zusammenstellten, welche verschiedenen, reinen Spektralfarben genau gleich erschien, und fand, dass sie in Bezug auf den kurzwelligen Teil der Mischung keine charakteristischen Differenzen darbieten, während sie sich in Bezug auf die

langwellige Komponente der Mischung in zwei Gruppen teilen, zwischen welchen ein scharfer und typischer Unterschied besteht, und zwar ist dieser keineswegs auf eine Differenz der uns bekannten gelblichen Pigmente der Augenmedien zurückzuführen (vgl. Fig. 133).

Aus diesen und anderen Thatsachen scheint hervorzugehen, dass in der That die Farbensysteme des Rotblinden und des Grünblinden zwei verschiedene Reduktionsformen des normalen trichromatischen darstellen, d. h. aus dem normalen Sehorgan ist durch Fehlen eines Bestandteiles die eine, durch Fehlen eines anderen die andere Form der Farbenblindheit entstanden. Die Fundamentalfarben des Dichromaten sind mit je zweien des Trichromaten identisch. Gleichwohl ist die Bezeichnung Rotblindheit und Grünblindheit keine glücklich gewählte und ist die Quelle endloser Missverständnisse gewesen. v. Kries schlägt daher vor, sie



Figur 134. Hellligkeitswerte für den total Farbenblinden ------ und Dämmerungswerte eines Rotblinden ——— im Dispersionsspektrum des Gaslichtes. Nach v. Kries.

durch andere Benennungen zu ersetzen, und nennt daher die Rotblinden Protanopen, die Grünblinden Deuteranopen, um das Fehlen eines ersten, bezw. zweiten Bestandteils in ihren Farbensystemen anzudeuten.

Der Young-Helmholtz'schen Hypothese nach hätte man noch eine dritte Art von Farbenblindheit — die Violettblindheit — theoretisch zu erwarten. Die hierüber vorliegenden Erfahrungen sind indes noch so spärlich, dass wir diese Art hier nicht erörtern können.

Endlich beobachtet man, obgleich nur sehr selten, Augen mit monochromatischem Farbensystem, d. h. Augen mit totaler Farbenblindheit, welche keine Farben, sondern nur Helligkeitsdifferenzen im Spektrum unterscheiden können. v. Kries hat neuerdings die Helligkeitsverteilung im Spektrum für einen solchen Monochromaten untersucht und dabei gefunden, dass diese mit derjenigen, die der Dichromat oder Trichromat bei dunkeladaptiertem Auge (vgl. II, S. 232) hat, sehr nahe übereinstimmt (siehe Fig. 134).

Die Bestimmungen am Monochromaten geschahen im nicht verdunkelten Zimmer; da sie dessenungeachtet mit der Helligkeitsverteilung im Spektrum bei dem dunkeladaptierten Auge des Di- oder Trichromaten sehr nahe übereinstimmten und bei dem Monochromaten von Lichtstärke und Adaptation ziemlich unabhängig waren, so folgert v. Kries, dass das monochromatische System keine Reduktionsform von dem normalen trichromatischen sein kann, sondern dass es der Ausdruck der Thätigkeit des Stäbchenapparates ist. In dem hier berücksichtigten Falle wäre also der Zapfenapparat gar nicht vorhanden.

In den peripheren Teilen der Netzhaut nimmt die Fähigkeit, Farben zu empfinden, allmählich ab. Zuerst scheint das Grün, darauf das Rot zu verschwinden. Am weitesten peripherisch wird das Blau erkannt; es bleibt aber noch eine mehr peripherische total farbenblinde Zone, wo keine Farbe sondern nur Licht percipiert wird.

v. Kries hat für diese Zone die Helligkeitsverteilung im Spektrum untersucht und dabei gefunden, dass diese beim helladaptierten Auge mit derjenigen für die Netzhaut sonst gültigen ziemlich genau übereinstimmt, sowie dass beim dunkeladaptierten Auge keine merkbare Differenz zwischen den centraleren und den mehr oder weniger excentrischen Teilen der Netzhaut existiert. Für die nämliche, stets farblos empfindende Netzhaut ist also das Aequivalenzverhältnis zweier Lichter ein ganz verschiedenes, je nachdem starke Lichter auf die helladaptierte oder schwache auf die dunkeladaptierte Netzhaut einwirken. Die äusserste Peripherie der Netzhaut ist also dem Centrum gegenüber nicht, wie beim total farbenblinden Auge, durch eine Beschränkung auf den Dunkelapparat und Ausfall des Hellapparates, sondern durch eine Einschränkung oder Veränderung in der Funktion des Hellapparates modificiert. Man könnte daher annehmen, dass auch in der äussersten Peripherie im helladaptierten Auge überwiegend die Zapfen funktionieren und dass die Farbenblindheit auf einer funktionellen Modifikation dieses Apparates, des Hellapparates beruht. Des näheren hierauf einzugehen, würde uns indes zu weit führen.

Für die noch farbentüchtige, aber nicht mehr trichromatische intermediäre Zone der Netzhaut hat v. Kries gefunden, dass die Helligkeitsverteilung bei einem normalen Auge von dem des protanopischen durchaus verschieden ist; auch von dem des deuteroanopischen scheint sie sich, wenn auch ziemlich wenig, zu unterscheiden. Eine bestimmte theoretische Deutung dieser Erscheinungen stösst vorderhand noch auf so grosse Schwierigkeiten, dass wir dieselbe hier nicht erörtern können.

Die Frage, wie die Farbenblinden die Farben eigentlich sehen, kann natürlich nur durch Fälle, wo nur das eine Auge an angeborener Farbenblindheit leidet, beantwortet werden. Hippel und Holmgren haben zwei solche Fälle untersucht. Eine nähere Besprechung dieser Fälle kann indes hier nicht in Frage kommen; es sei nur bemerkt, dass in dem einen, aus dem Vergleich der von dem dichromatischen und dem trichromatischen Auge erhaltenen Empfindungen, hervorging, dass das gemischte weisse Tageslicht auch von dem farbenblinden Auge farblos gesehen wurde.

Besonders wegen der in den letzten Jahren von König, v. Kries und deren Mitarbeitern ausgeführten Untersuchungen habe ich bei der Darstellung der Farbentheorie die Hypothese von Young und Helmholtz in erste Linie gestellt. Unter den zur Deutung der Farbenempfindungen aufgestellten Erklärungen hat indes auch eine andere, von Hering entworfene Hypothese eine sehr weite Verbreitung gefunden und zählt sehr zahlreiche Anhänger. Es ist nicht hier der Ort, die beiden Hypothesen eingehender zu erörtern, denn eine solche Diskussion würde die für dieses Buch zu steckenden Grenzen weit überschreiten; ich halte es aber für notwendig, auch die Grundzüge der Hering'schen Hypothese hier mitzuteilen, da es vielleicht noch lange dauern wird, bis die Sache vollständig erledigt ist.

Mit LEONARDO DA VINCI nimmt HERING vier Grundfarben an: Rot, Gelb, Grün und Blau; diese werden dadurch charakterisiert, dass sie gleichsam ohne jeden Beigeschmack einer anderen Farbe vorkommen können. Jede Gesichtsempfindung ist nun eine Mischung von 6 Grundempfindungen, die zu 3 Paaren geordnet sind: Schwarz und Weiss, Blau und Gelb, Rot und Grün. Jedem dieser Paare entspricht ein Dissimilierungs- und ein Assimilierungsprozess besonderer Art, so dass es also 3 verschiedene Bestandteile der Sehsubstanz giebt: eine schwarzweiss empfindende, eine blaugelb empfindende, eine roth(purpur)grün empfindende. Bei der schwarzweissen Substanz wird durch Assimilierung die Empfindung schwarz, durch Dissimilierung die Empfindung weiss hervorgerufen. Welche Farbe für die beiden übrigen Sehsubstanzen die Dissimilierungs- und welche die Assimilierungsfarbe ist, bleibt dahingestellt. Alle Strahlen des sichtbaren Spektrums wirken dissimilierend auf die schwarzweisse Substanz, die verschiedenen Strahlen aber in verschiedenem Grade. (Der nur Licht-, aber keine Farbenempfindungen vermittelnde Stäbchenapparat hat, insofern es sich um das Sehen mit der centralen Netzhautgrube handelt, mit der schwarzweissen Substanz HERING's nichts zu thun.)

Auf die blaugelbe oder rotgrüne Substanz wirken nur gewisse Strahlen dissimilierend, andere assimilierend und gewisse Strahlen gar nicht. Gemischtes Licht erscheint farblos, wenn es sowohl für die blaugelbe als für die rotgrüne Substanz ein gleichstarkes Dissimilierungs- wie Assimilierungsmoment setzt, weil dann beide Momente sich gegenseitig aufheben und die Wirkung auf die schwarzweisse Substanz rein hervortritt. Zwei objektive Lichtarten, welche zusammen Weiss geben, sind also nicht als komplementäre, sondern als antagonistische Lichtarten (Gegenfarben) zu bezeichnen, denn sie ergänzen sich nicht zu Weiss, sondern lassen dieses nur rein hervortreten, weil sie als Antagonisten gegenseitig ihre Wirkung unmöglich machen.

Diejenige Grundempfindung, welche das relativ stärkste Gewicht hat, giebt der Gesamtempfindung hauptsächlich Charakter und Namen. Die farblose Sehsubstanz übertrifft die farbigen indes wesentlich an Masse, das Gewicht der schwarzweissen Empfindung wird daher im allgemeinen grösser sein als das Gewicht der farbigen Empfindungen. Nehmen wir an, das Sehorgan sei lange verdunkelt gewesen und es habe sich ein Zustand desselben hergestellt, bei welchem die Dissimilierung nicht bloss in der farblosen Substanz, sondern auch in jeder farbigen so gross wie die Assimilierung ist, und befindet sich das Sehorgan also in „neutraler Stimmung", so werden jetzt in der Gesamtempfindung des Sehorgans je zwei Gegenfarben gleichstark enthalten sein, aber das Weiss und Schwarz stärker als die vier Grundfarben. Im allgemeinen sind also die Bedingungen für das deutliche Hervortreten der Farben beim gewöhnlichen Sehen sehr ungünstig, denn immer wird an den hellen wie an den dunklen Stellen die Farbenempfindung durch die schwarzweissen Empfindungen stark verunreinigt und oft ganz unter die Schwelle herabgedrückt.

Die Farbenblindheit wird von HERING auf zwei Arten: Rotgrünblindheit und Gelbblaublindheit reduciert; er erkennt also die Rotblindheit nicht als ein von der Grünblindheit getrenntes Farbensystem an.

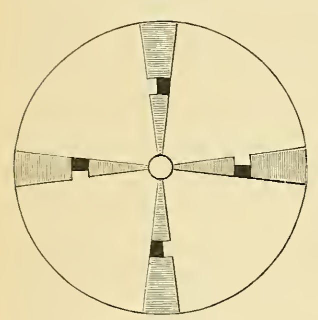
f. Der simultane Kontrast.

Der Begriff des simultanen Kontrastes lässt sich am einfachsten durch einige konkrete Beispiele darlegen. Wenn man auf eine weisse Scheibe längs eines Radius treppenförmig angeordnete, gleichbreite schwarze Sektoren anbringt, so erscheinen beim Umdrehen mehrere koncentrische Ringe, von denen die äusseren immer heller sind als die nächstliegenden inneren. Innerhalb eines jeden solchen Ringes ist die Winkelbreite der schwarzen Flächenstücke konstant, also auch die Helligkeit bei schnellem Umdrehen; nur von dem einen Ringe zum anderen wechselt die Helligkeit. Und doch erscheint jeder Ring nach innen zu, wo sich der nächst dunklere anschliesst, heller, nach aussen zu, wo sich der nächst hellere anschliesst, dunkler.

Wenn man in einer Scheibe, wie Figur 135, schmale farbige Sektoren auf weissen Grund setzt, sie aber in mittlerer Entfernung vom Mittelpunkte durch einen aus Schwarz und Weiss zusammengesetzten Streifen unterbricht, so sollte beim Umdrehen eigentlich ein grauer ringförmiger Streifen auf schwach gefärbtem weisslichen Grunde entstehen. Der Ring sieht aber nicht grau aus, sondern hat die komplementäre Farbe des Grundes.

Wenn man einen Abend im Mondeslicht promeniert und das Gaslicht brennt, so wirft der eigene Körper zwei Schatten. Der eine Schatten entspricht dem Mondeslicht, der andere der Gasflamme. Der Grund wird vom Mond und von der Gasflamme beleuchtet und hat also die gelbrote Farbe der letzteren. Auch der dem Mondeslicht entsprechende Schatten ist gelbrot, denn er wird ja von der Gasflamme beleuchtet. Der andere, von dieser geworfene Schatten, der nur vom Mondeslicht beleuchtet ist, sollte also grau sein. Er ist es aber nicht, sondern hat statt dessen eine blaue Farbe, d. h. dieser Schatten nimmt die Komplementärfarbe des Bodens an.

Der simultane Kontrast besteht also darin, dass ein helles Objekt in der Nähe eines dunkleren an Helligkeit gewinnt, und umgekehrt, sowie dass ein farbiges Objekt einem nichtfarbigen seine Komplementärfarbe erteilt.



Figur 135. Nach Helmholtz.

Kontrasterscheinungen begegnen uns unaufhörlich und können den Eindruck von Farbenzusammenstellungen in vielerlei Weise beeinflussen. Wenn man z. B. auf ein rotes Zeug ein Muster mit schwarzer Farbe druckt, so erscheint das Muster nicht schwarz, sondern, wegen des Kontrastes, grünblau. Damit das Muster wirklich schwarz erscheine, muss zu der schwarzen Farbe ein klein wenig von der Farbe des Grundes gemischt werden, d. h. das Muster wird in dem vorliegenden Beispiel mit einem sehr dunklen Rot zu drucken sein. Das durch den Kontrast hervorgerufene Grünblau mischt sich dann mit dem Rot des Musters zu einem sehr lichtschwachen Weiss, und das Muster erscheint daher Schwarz und nicht mehr als Grünblau (Chevreul).

Auch wenn ein farbiges Muster auf einen verschiedenfarbigen Grund gedruckt wird, so wird es von der Farbe des Grundes beeinflusst. Es sei, dass wir auf einen roten Grund ein violettes Muster drucken. Wäre das Muster schwarz gewesen, so wäre es, wie schon bemerkt, grünblau erschienen. Nun ist es aber violett; diese Farbe mischt sich daher mit dem durch den Kontrast erzeugten Grünblau; also bekommt für unser Auge das Muster eine wasserblaue Farbe. Oder im allgemeinen, wegen des Kontrastes bekommt ein farbiges Muster, welches auf einem verschiedenfarbigen Grund angebracht ist, diejenige Farbe, die durch Mischung seiner eigenen Farbe mit der Komplementärfarbe des Grundes erhalten wird.

In derselben Weise wie das Muster von der Farbe des Grundes beeinflusst wird, übt es seinerseits Einfluss auf diese aus. Wenn das Muster nur einen kleinen Teil des Grundes aufnimmt, so thut dies nicht so viel. Dagegen tritt die Veränderung in der Farbe des Grundes deutlich hervor, wenn das Muster einen beträchtlicheren Teil des Grundes füllt.

Hieraus folgt endlich, dass wenn Muster und Grund Komplementärfarben sind, sie sich gegenseitig erhöhen müssen.

Es ist ohne weiteres einleuchtend, dass die Kontrasterscheinungen vollkommen subjektiven Ursprunges sind und nicht von irgend welchem objektiven Einfluss der einen Farbe auf die andere bedingt sein können.

Nach HELMHOLTZ soll hier eine Täuschung des Urteils vorliegen, zu deren Charakteristik folgende Deutung des Schattenversuches, die mutatis mutandis auch für die übrigen Kontrasterscheinungen durchzuführen ist, dienen mag. Wir sind gewöhnt, von allen farbigen Flächen ohne Unterschied, so weit sie im Bereich der farbigen Beleuchtung sind, die Farbe der Beleuchtung abzuziehen, um die Körperfarbe zu finden. Kommen Gaslicht und Mondeslicht zusammen, so ist die Beleuchtung des Grundes weisslich gelbrot. Dieses Gelbrot der Beleuchtung subtrahieren wir nun auch von der Farbe des Schattens, zu dem gar kein Gaslicht gelangt, und halten diesen für blau, während er weiss ist.

Dem gegenüber hat HERING, auf vielfach variierte Versuche gestützt, verschiedene Einwendungen gemacht, und es ist ihm für viele Fälle wenigstens gelungen nachzuweisen, dass der simultane Kontrast keine Urteilstäuschung ist, sondern auf einer Einwirkung benachbarter Netzhautstellen[1]) beruht. Der Erregungszustand einer Netzhautstelle *A* ist stets mitbedingt durch den physiologischen Zustand der ganzen übrigen Netzhaut und insbesondere derjenigen Teile derselben, welche der Stelle *A* benachbart sind (vgl. CAJAL's horizontale Zellen in der Netzhaut, II, S. 182). Wenn also die Stelle *A* auch von einem ganz konstanten Reize getroffen wird, so kann doch ihr Erregungszustand sehr erhebliche Änderungen erfahren, sobald durch wechselnde Lichtstärke der Erregungszustand der übrigen Netzhaut verändert wird. Jede Steigerung des die übrige Netzhaut treffenden Lichtreizes ändert den Zustand der Stelle *A* derart, dass die entsprechende Empfindung dunkler oder minder hell wird, setzt also ihre Erregung herab; jede Minderung der Reizung der übrigen Netzhaut aber ändert den Zustand der Stelle *A* derart, dass die ihr entsprechende Empfindung heller wird, also ihre Erregung steigert. Dasselbe, was hier betreffend den Helligkeitskontrast ausgeführt ist, gilt nun nach HERING auch von dem Farbenkontrast: d. h. wenn die Stelle *A* weissem Lichte ausgesetzt ist und die übrige Netzhaut von z. B. gelbrotem Licht beleuchtet wird, so wird hierdurch die Erregung der Stelle *A* für gelbrotes Licht herabgesetzt, und also erscheint das weisse Feld in der Komplementärfarbe, u. s. w.

---

[1]) Wenn HERING von Netzhautstellen spricht, so meint er darunter nicht bloss die im Augapfel selbst gelegenen Teile des Sehapparates, sondern auch die mit der eigentlichen Netzhaut in näherer Verbindung stehenden Nervenfasern und Hirnteile, soweit dieselben beim Zustandekommen einer Lichtempfindung mitbeteiligt sind.

Dritter Abschnitt.

Die Bewegungen des Auges und die Gesichtswahrnehmungen.

§ 1. Die Augenmuskeln und ihre Wirkungen.

a. Anatomie der Augenmuskeln.

Die Augenhöhle enthält sieben quergestreifte Muskeln, von denen einer das obere Augenlid hebt und die übrigen das Auge selbst in verschiedenen Richtungen bewegen. Die eigentlichen Augenmuskeln sind vier gerade und zwei schiefe.

Die vier geraden Augenmuskeln werden nach ihrer Lage als MM. rectus superior und inferior, MM. rectus externus und internus bezeichnet. Sie entspringen an der Spitze der Orbitalpyramide vom Periost derselben mit kurzen Sehnen innerhalb eines die Mündung des Canalis opticus und einen Teil der Fissura orbitalis superior umziehenden Saumes. Von ihrem Ursprungspunkte aus verlaufen die geraden Augenmuskeln zunächst geradeswegs in geringer Entfernung von den entsprechenden Wandungen der Augenhöhle. In der Querschnittebene des hinteren Augenpols angelangt, wenden sie sich sodann in sanften Bogen zu ihren vor dem Äquator des Augapfels an der Oberfläche des letzteren gelegenen Insertionslinien. In etwa 4—8 mm Entfernung von ihrer Insertion gehen ihre Muskelbäuche in die Sehnen über. Der Ansatz dieser Sehnen an der Oberfläche der Sehnenhaut erfolgt in verschiedener Entfernung von dem Hornhautrande, und zwar inserieren die Sehnen der MM. rectus ext. und int. in 7.07 bezw. 6.91 mm Entfernung, die der MM. rectus superior und inferior in 7.54—8 bezw. 7.85—6.8 mm Entfernung von dem Hornhautrande.

Der M. obliquus superior entspringt etwa 2 mm medianwärts und nach vorn von der Augenhöhlenöffnung des Canalis opticus ausserhalb des Ursprungsringes der MM. recti. Der Muskelbauch verläuft geradeswegs nach vorn und wird an der Fossa trochlearis der Orbitalwand sehnig. Die Sehne wird alsbald von der bisherigen Richtung des Muskels abgelenkt, indem sie sich um die Trochlea schlägt, sich nach hinten und lateralwärts wendet und an eine Stelle der Oberfläche der Sclera befestigt, welche auf der oberen Seite desselben hinter dem Äquator bulbi gelegen und etwa 18 mm vom Hornhautrande entfernt ist.

Der M. obliquus inferior entspringt mit kurzer Sehne vorn am Boden der Orbita von der Orbitalplatte des Oberkiefers. Der Muskelbauch wendet sich in sanftem Bogen lateral- und aufwärts und gelangt so zum lateralen Umfang des Augapfels, an welchem sich seine Sehne mit der Sehnenhaut verbindet. Die Insertionslinie gehört der hinteren Hälfte des Augapfels an und liegt mit ihrem oberen hinteren Ende in nur 2 mm Entfernung vom hinteren Pole und im horizontalen Meridian des Augapfels. Von diesem am höchsten gelegenen Punkte steigt die Ansatzlinie nach vorn ein wenig herab.

Bei ihrer Kontraktion werden die Augenmuskeln vom Bulbus abgewickelt. Hierdurch werden Zerrungen und Dislokationen des Auges vermieden (Fick).

b. Die Wirkungen der Augenmuskeln.

Bei der Darstellung, wie die Augenmuskeln die Bewegungen des Auges vermitteln, nehmen wir an, dass sämtliche Augenbewegungen durch Drehungen um ein bestimmtes Centrum (Drehpunkt) stattfinden — was in der That

nur annähernd richtig ist, sowie dass bei gerade gehaltenem Kopf die beiden Gesichtslinien horizontal und parallel geradeaus gestellt sind (Primärstellung der Augen).

Die Messungen, welche über den Ursprungs- und Ansatzpunkt der verschiedenen Muskeln in Bezug auf ein rechtwinkliges Koordinatensystem, dessen Anfangspunkt mit dem Drehpunkt des Auges zusammenfällt und dessen eine Axe von der Gesichtslinie gebildet wird, haben ergeben, dass die drei Muskelpaare keine direkte Antagonisten sind, indem weder die Drehungsaxe des M. rectus superior mit der des M. rectus inferior, noch die des M. rectus externus mit der des M. rectus internus oder die des M. obliquus superior mit der des M. obliquus inferior zusammenfällt. Die Differenzen der Winkel, welche die Drehungsaxen bei den verschiedenen Muskelpaaren mit den Axen des Koordinatensystemes bilden, betragen bis zu 6° (Winkel zwischen den Drehungsaxen der MM. obliqui und der sagittalen Axe). Der Einfachheit wegen werden wir aber diese Differenzen vernachlässigen und nehmen also an, dass jedes Muskelpaar das Auge um eine und dieselbe Axe dreht (Volkmann).



Figur 136. Schema der Drehungsaxen der Augenmuskeln (linkes Auge). Nach Hering.

Die Winkel, welche die Drehungsaxen der beiden horizontalen Muskeln (MM. rectus externus und internus) mit der senkrechten Axe des Koordinatensystems bilden, sind nach Volkmann 1° 25′ bezw. 178° 59′, also richten diese Muskeln die Gesichtslinie nicht bloss nach innen und aussen, sondern gleichzeitig nach oben. Da indes der betreffende Winkel nur klein ist, nimmt man allgemein an, dass diese Muskeln das Auge um eine senkrechte Axe in der Primärstellung drehen.

Die Axen derjenigen Muskeln, welche die Gesichtslinie nach oben oder nach unten drehen, liegen nicht senkrecht gegen die Gesichtslinie, sondern bilden mit derselben einen Winkel, der für die MM. rectus superior und inferior etwa 66° und für die MM. obliquus superior und inferior 33° bezw. 40° beträgt. Bei ihrer Kontraktion drehen diese Muskeln also die Gesichtslinie nicht einfach nach oben und unten, sondern gleichzeitig nach innen oder aussen. Übrigens liegen die betreffenden Axen nicht in der von den horizontalen Axen des Koordinatensystems bestimmten Ebene, sondern weichen ziemlich beträchtlich davon ab.

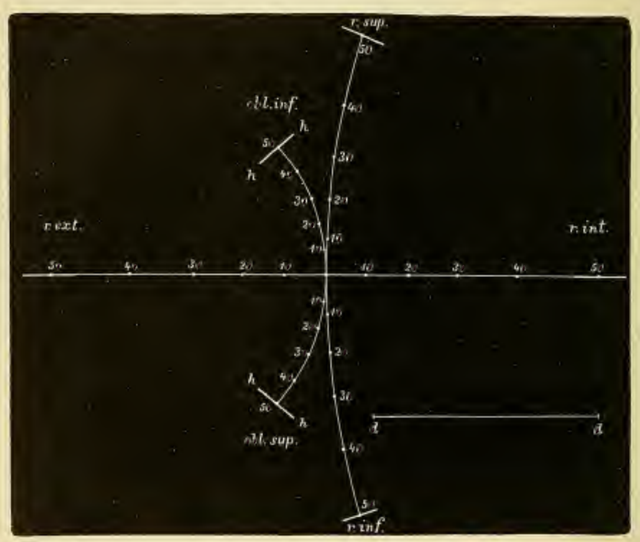
Man macht auch hier allgemein eine Vereinfachung und stellt sich vor, dass die Drehungsaxen der betreffenden Muskeln in der Horizontalebene liegen.

Die Lage der Axen für das linke Auge werde dann die in der Figur 136 ausgedrückte. Hier stellt *rs—ri* die gemeinschaftliche Axe der Recti und *os—oi* die der Obliqui dar. Die bei isolierter Thätigkeit jedes dieser Muskeln stattfindende Bewegung des Auges findet man, wenn man sich so stellt, dass die dem betreffenden Muskel zugehörige (durch die Buchstaben in der Figur erkenntliche) Axe mit der Gesichtslinie zusammenfällt und sich denkt, dass die Drehung um die Axe so erfolgt wie die des Uhrzeigers bei Betrachtung eines Zifferblattes. Die Drehungsaxe der MM. rectus externus

und internus steht dann im Punkte *m* senkrecht auf der Ebene des Bildes, und zwar entspricht ihre obere Hälfte dem R. internus, die untere dem R. externus.

Figur 137 versinnlicht nach Hering annähernd die Bahnen, welche die Gesichtslinie des linken Auges auf einer zur Primärstellung senkrechten und um die Strecke *dd* vom Drehpunkte abstehenden Ebene beschreiben müsste, wenn das Auge um eine der genannten sechs Halbaxen gedreht würde. Am Ende jeder Blickbahn ist durch einen Strich die Lage des horizontalen Augenmeridians am Ende der Bewegung angegeben. Die Länge jeder Bahn entspricht einer Drehung des Auges um 50°; die Zahlen geben die Grösse der erfolgten Drehung an.

Aus dem hier Ausgeführten geht hervor, dass es auch bei absichtlicher Vereinfachung nur durch geeignete Zusammenwirkung wenig-



Figur 137. Die Bahnen der Gesichtslinie bei isolierter Thätigkeit der einzelnen Augenmuskeln. Nach Hering.

stens zweier Augenmuskeln möglich ist, die Gesichtslinie längs einer vertikalen Linie zu führen, und zwar müssen bei der Bewegung nach oben der Rectus superior und Obliquus inferior, und bei der Bewegung nach unten der Rectus inferior und Obliquus superior thätig sein. Jene unterstützen einander in der Drehung nach oben, sind dagegen in Bezug auf die Rollung nach aussen und innen Antagonisten: dadurch kann also eine Kompensation der Rollung erzielt werden. Ganz dasselbe gilt von den Muskeln, welche das Auge nach unten drehen.

Da wir nun aber wissen, dass die Axen der verschiedenen Augenmuskeln thatsächlich eine minder einfache Lage als die hier angenommene besitzen, so müssen wir mit Volkmann betonen, dass selbst die scheinbar einfachsten Bewegungen des Auges nicht ohne ein gleichzeitiges Zusammenwirken verschiedener (aller) Muskeln ausführbar sind.

Die Inanspruchnahme der verschiedenen Augenmuskeln bei der Drehung des Auges nach oben oder nach unten ist bei verschiedenen Augenstellungen von verschiedenem Umfang. Die obige Darstellung bezieht sich auf den Fall, wenn die Gesichtslinien geradeaus gerichtet sind. Wenn das Auge dagegen nach innen gewendet wird, so stellt es sich wegen des Verlaufes der Augenmuskeln immer mehr so, dass die Hebung des Auges allein vom M. obl. inf., die Senkung allein vom M. obl. sup. besorgt wird, und umgekehrt, in einer starken Lateralstellung ist der M. rectus superior allein der Heber, der M. rectus inferior allein der Senker.

Die MM. rectus sup. und inf. sind kräftiger als die Obliqui; die durch die letzteren bewirkte Rollung, wegen der schieferen Stellung ihrer Drehungsaxe, aber stärker. Die bei gleichstarker Innervation hervorgerufenen Kontraktionen der beiden zusammenwirkenden Muskeln (Rect. sup. und Obliq. inf., bezw. Rect. inf. und Obliq. sup.) werden daher trotz der geringeren Kraft des schiefen Muskels, doch die Rollung des Auges um die Gesichtslinie gerade kompensieren können. Wundt sieht hierin einen Ausdruck seines Prinzips der einfachsten Innervation.

c. Die thatsächlich ausgeführten Augenbewegungen.

Durch zweckmässig kombinierte Thätigkeit der sechs Augenmuskeln könnte das Auge in allen möglichen Richtungen bewegt und auch um seine Axe rotiert werden. Von diesen Bewegungen werden indes, wie oben (II, S. 49) bemerkt, nur eine geringe Anzahl wirklich ausgeführt.

Um die Augenbewegungen studieren zu können, muss man bei der Ausgangsstellung am Auge eine Marke fixieren, die es erlaubt, jede Lageveränderung des Auges nach ihrer Grösse und Richtung zu erkennen. Eine solche Marke haben wir in dem negativen Nachbild eines farbigen Streifens. Wenn wir in unserem Auge ein solches Nachbild entwickeln und dann das Auge in verschiedenen Richtungen bewegen, so folgt das auf eine geeignete Oberfläche projicierte Nachbild allen diesen Bewegungen, findet eine Rollung um die Gesichtslinie statt, so macht sich dies durch eine entsprechende Lageveränderung des Nachbildes geltend, u. s. w., kurz das Nachbild stellt ein sicheres, aber nur subjektiv zu beobachtendes Erkennungszeichen dar.

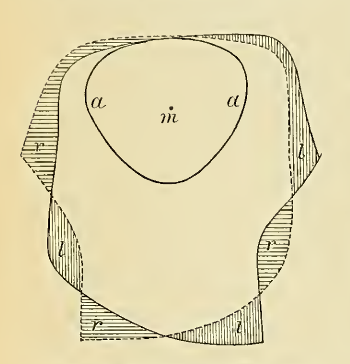
Bei solchen Untersuchungen geht man im allgemeinen von der Primärstellung des Auges (vgl. oben S. 249) aus. Man setzt sich gegenüber einer mit einem geradlinigen Netz versehenen Tafel, in deren Mitte, der Lage der Gesichtslinie bei der Primärstellung entsprechend, ein horizontaler, genügend dicker farbiger Streifen sich befindet und als Fixationsmarke dient. Wenn man diese genügend lange fixiert hat und nun den Blick, ohne den Kopf zu bewegen, nach oben oder unten führt, soweit dies für das Auge möglich ist, so bleibt das Nachbild der Marke horizontal; dasselbe ist auch der Fall, wenn der Blick von der Primärstellung nach aussen oder innen bewegt wird. Wenn die Fixationsmarke schräg gestellt und der Blick in derselben Richtung bewegt wird, so zeigt sich wiederum keine Abweichung des Nachbildes von der gegebenen Richtung.

Von der Primärstellung aus kann also der Blick in allen möglichen Richtungen bewegt werden, ohne dass eine Rotation, Raddrehung, des Auges um die Gesichtsaxe stattfindet. Die Bewegungen des Auges erfolgen also nach folgendem Gesetz, welches zuerst von Listing ausgesprochen wurde und nach ihm benannt ist: wenn bei parallel gerichteten, emmetropischen Augen die Blicklinie aus ihrer Primärstellung übergeführt wird in irgend eine andere Stellung, so geschieht die Bewegung um feste

Axen, deren jede zu der Ebene, welche die Blicklinie bei der Drehung beschreibt, im Drehpunkte senkrecht steht, und die sämtlich in einer einzigen zur Primärstellung der Blicklinie im Drehpunkte senkrechten Ebene liegen.

Wenn die Gesichtslinie aber von irgend einer anderen, sekundären Stellung bewegt wird, so tritt eine Rotation des Auges um die Gesichtslinie ein; diese ist indes im grossen und ganzen nur gering, wenn die Abweichung von der primären Bahn klein ist und der Blick keine sehr grossen Exkursionen macht. Dies ist ja auch im allgemeinen der Fall, da wir alle extreme Augenbewegungen vermeiden, indem wir, wenn solche in Frage kommen könnten, den ganzen Kopf oder sogar den Körper in der betreffenden Richtung bewegen.

In nahem Zusammenhang mit dem Listing'schen Gesetz steht das nach Donders genannte Gesetz der konstanten Orientierung, nämlich dass für jede bestimmte Richtung der Blicklinie relativ zur vertikalen Kopfstellung die Stellung des vertikalen Meridians unveränderlich dieselbe ist, wie auch immer diese Richtung zu stande gekommen ist, oder, wie dieses Gesetz von Hering formuliert wird, bei gleicher Blicklage ist auch die Netzhautlage die gleiche.



Figur 138. Die Blickfelder der Augen, wenn sie auf eine frontale, sehr weit entfernte Ebene projiciert werden. Nach Hering.

Bei den Konvergenzstellungen, wie sie beim Nahesehen stattfinden, ist das Listing'sche Gesetz nicht mehr gültig, indem hier bei Erhebung und Senkung der Blickebene Raddrehungen der Augen um die Blicklinie eintreten (Hering).

Helmholtz, Aubert, Hering u. a. haben untersucht, wie weit das Auge durch seine Muskeln in verschiedenen Richtungen abgelenkt werden kann, und somit die Ausdehnung des Blickfeldes bestimmt. Bei parallel gerichteten Gesichtslinien haben die monokularen Blickfelder der beiden Augen, wenn sie auf eine frontale, sehr entfernte Ebene projiciert werden, etwa die in Figur 138 angegebene gegenseitige Lage. Der Punkt *m* stellt den sehr fernen Fixationspunkt dar. Die beiden monokularen Bewegungsfelder decken sich nicht. Diejenigen Teile, auf welche sich nur das linke Auge einstellen kann, sind vertikal schraffiert und mit *l* bezeichnet, die nur dem rechten Auge zugänglichen horizontal schraffiert und mit *r* bezeichnet.

Es wäre indes nicht richtig, sich vorzustellen, dass der den beiden Augen gemeinsame, unschraffierte Teil des monokularen Blickfeldes in der That der binokulare Blickraum sei; im Gegenteil lassen sich die beiden Gesichtslinien nicht gleichzeitig auf jeden Punkt des Aussenraumes richten, auf den jede Gesichtslinie für sich gerichtet werden kann. In Figur 138 stellt der von der Linie *aa* umgrenzte Raum

das binokulare Blickfeld bei in die Ferne sehenden Augen dar. Man sieht, wie klein das binokulare Blickfeld im Vergleich zum gemeinsamen Blickfelde der beiden Gesichtslinien an und für sich ist.

Auch beim Nahesehen ist das binokulare Blickfeld viel kleiner als das Feld, welches bei derselben Entfernung den beiden Gesichtslinien bei monokularer Fixation gemeinsam ist; ausserdem ist es schon an der Peripherie des binokularen Blickfeldes mit grosser Anstrengung verbunden, die binokulare Fixation beizubehalten. Bringt man bei gehobener Blickebene ein in der Medianebene gelegenes Objekt den Augen so nahe, dass die binokulare Fixation desselben schon Mühe macht und das Gefühl starker Anstrengung im Auge hervorruft, und schliesst dann das eine Auge, so bemerkt man, dass es jetzt gar keine Anstrengung kostet, die Gesichtslinie des offenen Auges auf das Objekt einzustellen (Hering).

Die beiden Augen sind hinsichtlich ihrer Bewegungen sehr nahe untereinander verbunden. Unter normalen Verhältnissen kann man es nicht dazu bringen, dass die Gesichtslinie des einen Auges auf einen höheren Punkt als die des anderen eingestellt wird; auch sind Divergenzstellungen nicht möglich.

Die thatsächlich ausgeführten Augenbewegungen sind also im Verhältnis zu den theoretisch möglichen wenig zahlreich, und wir können sagen, dass im allgemeinen nur 1) Bewegungen mit parallel gerichteten Gesichtslinien und 2) symmetrische Konvergenzstellungen, d. h. Einstellung der beiden Gesichtslinien auf einen Punkt in der Medianebene, vorkommen.

Die asymmetrische Konvergenz, wo die Gesichtslinien auf einen nahe dem Auge befindlichen seitwärts gelegenen Punkt eingestellt sind, ist mit der Empfindung einer starken Anstrengung verbunden. Sie kommt übrigens nur selten vor, denn bei der Fixation eines seitlich gelegenen, in naher Entfernung befindlichen Objektes bewegen wir den Kopf und vermeiden, wie schon erwähnt, die excessiven Augenbewegungen.

Diese Beschränktheit der Augenbewegungen ist für die Gesichtswahrnehmungen von sehr grosser Bedeutung, denn der Konnex zwischen Netzhautbildern und Augenstellungen wird durch die beträchtliche Reduktion der sonst möglichen Augenstellungen eine viel festere.

Im Interesse des Einfachsehens können aber unter Umständen vielerlei abnorme Augenbewegungen ausgeführt werden. Wenn man z. B. durch ein vor das eine Auge gestelltes Prisma die dort einfallenden Strahlen ablenkt, so kann man sowohl Divergenzstellungen, als Differenzen der Höhestellung und Raddrehungsbewegungen bei den Augen erzielen.

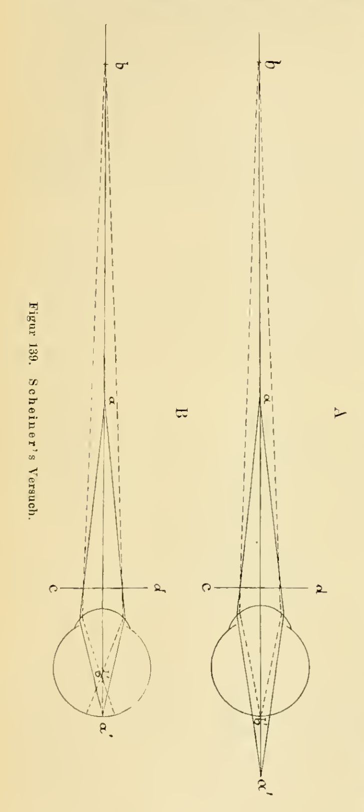
Die Centren der Augenmuskelnerven sowie die Einwirkung der Grosshirnrinde auf die Augenbewegungen werden wir in Kap. XXIII und XXIV erörtern.

§ 2. Die Bedeutung der Augenbewegungen für die Projektion der Gesichtswahrnehmungen nach aussen.

Wie wir oben gesehen haben, ist das auf die Netzhaut durch die Lichtbrechung im Auge entworfene Bild umgekehrt, und dennoch sehen wir alle Objekte aufrecht. Wie dies zu erklären ist, hat man lange Zeit hin-

durch sehr lebhaft erörtert, und doch ist die Erklärung dieser Erscheinung im grossen und ganzen sehr einfach.

Das neugeborene Kind sieht, versteht aber nichts davon. Das gesamte Wissen, welches es durch den Gesichtssinn bekommen kann, gewinnt es durch die Erfahrung und darunter auch das Wissen von der wirklichen Lage der äusseren Objekte. Dieses Wissen erlangt das Kind indes nicht durch den Gesichtssinn allein, sondern es wirken hierbei die Körperbewegungen wesentlich bestimmend mit. Fixieren wir ein bestimmtes Objekt, z. B. eine vertikale Linie. Diese wird umgekehrt auf der Netzhaut abgebildet. Will aber das Kind mit seiner Hand die Linie abtasten, so muss es den Arm in der wirklichen Richtung derselben bewegen. Will das Kind durch Bewegungen seines Auges die Linie verfolgen, so muss es ebenfalls das Auge in der wirklichen Richtung der Linie bewegen. Hierdurch bildet sich ein bestimmter Zusammenhang zwischen den Netzhautbildern und den Bewegungen aus, und das Kind lernt es, seine Gesichtseindrücke in der richtigen Direktion nach aussen zu projieieren.



Figur 139. Scheiner's Versuch.

Die Ursache, warum wir alle Objekte aufrecht sehen, liegt also darin, dass wir bei der Entwickelung unserer Fähigkeit, die äusseren Gegenstände und ihre Lage zu erkennen, immer Bewegungen sowohl des Armes als vor allem der Augen selbst anwenden.

Zur Illustration wie die Gesichtseindrücke nach aussen projiciert werden dient der Versuch von Scheiner (1619), welcher zugleich als Demonstration der Akkommodation interessant ist. Man stelle vor einem hellen Hintergrunde zwei Nadeln hintereinander auf, die eine etwa in 18, die andere in 60 cm Entfernung, die eine horizontal, die andere vertikal. Sodann schliesse man das eine Auge und halte vor das andere eine kleine Karte, in welche zwei Löcher, deren Entfernung kleiner als der Durchmesser der Pupille ist, gestochen sind. Akkommodiert man für die eine Nadel, so erscheint die andere doppelt. (Hierbei muss man natürlich die Karte so halten, dass die Löcher quer gegen die Richtung der doppelt erscheinenden Nadel gestellt sind.)

Fixiert man die entferntere Nadel (Fig. 139 A), so fällt das Bild der näheren *a* nach *a'*. Da nur je ein ganz dünnes Strahlenbündel durch die Löcher der Karte in das Auge

dringen kann, so entstehen, wie aus der Figur ersichtlich, von dieser Nadel *a* zwei Bilder auf der Netzhaut. — In derselben Weise entstehen bei Akkommodation für die nähere Nadel *a* Doppelbilder der entfernteren *b* (Fig. 139 B). Wenn man im letzten Falle das eine Loch in der Karte *c* zudeckt, so verschwindet das gleichseitige Doppelbild, d. h. das oberhalb *a'* auf die Netzhaut fallende Bild wird etwa in der Richtung *b'c* nach aussen projiciert. Wird aber im ersten Fall (Fig. 139 A) dasselbe Loch *c* zugedeckt, so verschwindet das entgegengesetzte Doppelbild: das unterhalb *b'* fallende Bild wird also nicht in der Richtung nach *c*, sondern etwa in der Richtung nach *d* nach aussen projiciert.

Auch in anderen Beziehungen sind die Augenbewegungen für unsere Auffassung von der Lage äusserer Objekte massgebend. Blickt man z. B. durch das Geflecht eines Rohrstuhles nach dem Fenster, so erscheinen die Maschen entfernt, in der Nähe des Fensters, und sehr gross; blickt man dagegen auf eine in der Gegend des Nahepunktes vor den Rohrstuhl gehaltene Bleistiftspitze, so erscheinen die Maschen des Rohrstuhles klein und nahe, nämlich in der Ebene des fixierten Punktes oder des Punktes, in welchem sich die Gesichtslinien schneiden. Obgleich der Versuch auch beim Sehen mit einem Auge dasselbe Resultat giebt, so fühlt man doch gleich deutlich, dass die Augen beim Fixieren des nahen Objektes stärker konvergieren. — Wenn man durch kurzes Fixieren der Sonne das Auge ermüdet und dann auf eine gleichmässig beleuchtete Wand blickt, so sieht man dort ein Nachbild der Sonne, dessen Grösse von der Entfernung der Wand bedingt ist — je entfernter die Wand, um so grösser das Nachbild (H. Meyer).

Ich komme weiter unten auf die Bedingungen der Tiefenwahrnehmung und die Gesetze, nach welchen wir die scheinbare Entfernung eines Objektes beurteilen, zurück; aus den hier dargestellten Thatsachen, welche in ganz gleicher Weise zum Vorschein kommen, auch wenn die Akkommodation völlig ausgeschlossen ist, folgt, dass ein gleichgrosses Netzhautbild in unserer Wahrnehmung als verschieden gross aufgefasst wird, je nach der Stellung der Gesichtslinien, und zwar erscheint das Objekt kleiner bei Konvergenz, grösser bei Parallelstellung derselben.

Diese Erscheinungen bezeugen ferner, dass bei Beurteilung der Grösse eines Gegenstandes die Grösse des Netzhautbildes lange nicht immer massgebend ist. Zum weiteren Beweis dafür sei nur darauf aufmerksam gemacht, dass die apparente Grösse eines uns wohlbekannten Gegenstandes, z. B. die eines erwachsenen Menschen, überhaupt nicht merkbar variiert, wenn derselbe in sehr verschiedener Entfernung betrachtet wird und also die Grösse der Netzhautbilder beträchtlich variiert.

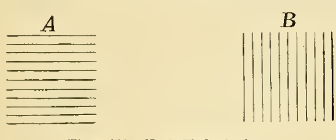
Alle diese Eigentümlichkeiten sind das Resultat der allmählich erworbenen Erfahrung, wie am besten daraus hervorgeht, dass ein Kind in den ersten Lebensjahren in einem viel höheren Grade als der Erwachsene die apparente Grösse der Objekte nach den Netzhautbildern beurteilt.

Auch bei der Beurteilung von linearen horizontalen und vertikalen Grössen, welche in derselben frontalen Ebene

liegen, spielen die Augenbewegungen die massgebende Rolle (Wundt). Vergleicht man eine durch Punkte oder Striche geteilte Strecke mit einer gleich grossen leeren, so erscheint erstere grösser als letztere (Hering, Fig. 140). Zwei gleich grosse Quadrate erscheinen verschieden breit und hoch, wenn das eine durch vertikale, das andere durch horizontale Linien geteilt ist (Fig. 141). In diesen beiden Beispielen sind die Bilder der zu vergleichenden Objekte auf der Netzhaut vollkommen gleich, die Akkommodation ist in beiden Fällen dieselbe. Der Grund dieser Erscheinung scheint darin zu liegen, dass es eine etwas geringere Anstrengung erfordert, mit dem Blick eine leere Strecke zu durchlaufen, als wenn die Gesichtslinie einem in gewissen Intervallen unterbrochenen Weg zu folgen hat; es ist, als wenn das Auge bei jedem Punkte in Figur 140 eine neue Bewegungsanstrengung zu machen hätte.

Figur 140. Nach Hering.

Von zwei gleichgrossen Linien, einer senkrechten und einer horizontalen, erscheint erstere grösser (Fig. 142). Auch hier kann nicht die Verschiedenheit in Bezug auf die Bildgrösse auf die Netzhaut bestimmend sein, sondern die Erscheinung wird dadurch erklärt, dass es in der That einer stärkeren Anstrengung bedarf, um die Gesichtslinie nach oben und unten als nach aussen und innen zu bewegen. Denn bei der Bewegung der Gesichtslinie längs einer senkrechten Linie ziehen die dabei mitwirkenden Muskeln das Auge nicht gerade nach oben, sondern führen auch die Gesichtslinie nach innen (Rect. sup.) bezw. nach aussen (Obl. inf.). Infolgedessen wird ein Teil der von diesen Muskeln entwickelten Kraft zur gegenseitigen Kompensation der Rollung verwendet und also nicht zur Bewegung der Gesichtslinie benutzt. Da bei den Bewegungen der Gesichtslinie nach aussen oder innen keine Kompensation stattzufinden braucht, so werden dieselben eine geringere Anstrengung erfordern. Wir fassen daher die vertikalen Linien als länger wie die gleichgrossen horizontalen auf.



Figur 141. Nach Helmholtz.

Wenn man eine senkrechte Linie in zwei gleichgrosse Teile teilen soll, so macht man die untere Hälfte grösser, weil die Muskeln, welche das Auge nach unten drehen, kräftiger als ihre Antagonisten sind. Aus entsprechendem Grunde wird auch bei Teilung einer horizontalen Linie die innere Hälfte grösser gemacht.

Die Stellung des Auges, in welcher die Gesichtslinie etwas nach innen und unten gerichtet ist, d. h. die Augenstellung, die wir bei der Nahearbeit anwenden, ist also durch die anatomische Beschaffenheit der Augenmuskeln bevorzugt.

Figur 142.

Gegen diese Ausführungen lässt sich einwenden, dass die hier besprochenen Täuschungen betreffend die scheinbare Grösse der Objekte auch bei völlig unbewegtem Blick stattfinden. Diese Einwendung wird indes dadurch erledigt, dass wir, wenn es sich um ein uns geläufiges Objekt handelt, durch unsere früheren Erfahrungen genau wissen, eine wie grosse Bewegung wir machen müssen, um den Blick längs einem gegebenen Objekt von dem einen Ende zum anderen zu führen, dass wir also die auszuführende Bewegung von vornherein genau schätzen können (vgl. II, S. 96).

Der durch die Figur 141 illustrierte Versuch fällt ganz anders aus, wenn er ein grösseres Objekt betrifft. Ein Zimmer, dessen Tapeten längsgestreift sind, erscheint höher als ein mit quergestreiften Tapeten überzogenes. Diese Differenz ist dadurch bedingt, dass wir, um ein grosses Objekt zu übersehen, sehr ausgedehnte Augenbewegungen machen müssen, und dann leitet das vertikal gestreifte Muster den Blick potentiell noch weiter in vertikaler, das horizontal gestreifte noch weiter in horizontaler Richtung, als sich das Objekt in der Wirklichkeit erstreckt.

§ 3. Das Sehen mit zwei Augen.

Das Studium des Sehens mit zwei Augen hat für die physiologische Psychologie ein sehr bedeutendes Interesse und ist von vielen ausgezeichneten Autoren bearbeitet worden. Hier müssen wir uns indes auf die allerwichtigsten Hauptpunkte beschränken und werden nur die Bedingungen des Einfachsehens sowie die Tiefenwahrnehmungen kurz besprechen.

a. Die Korrespondenz der Netzhäute.

Es zeigt die alltägliche Erfahrung[1]), dass, wenn die beiden Augen bei geradeaus gerichteten parallelen Gesichtslinien ein entferntes Objekt betrachten, dasselbe einfach und nicht doppelt erscheint, dass aber Doppeltsehen sogleich auftritt, wenn man durch einen gelinden Druck das eine Auge von dessen Lage ablenkt. Das Einfachsehen mit zwei Augen ist also davon abhängig, dass die Bilder eines gegebenen Objektes auf genau einander entsprechende Teile der Netzhaut fallen. Diese Punkte heissen korrespondierende Punkte.

Aus rein optischen Gründen können nur je zwei Punkte korrespondierend sein, denn bei einer gegebenen Augenstellung kann sich ein leuchtender Punkt in jedem Auge nur auf einer bestimmten Stelle abbilden.

Die soeben erwähnten Thatsachen ergeben, dass die Centren der beiden Netzhautgruben korrespondierende Punkte darstellen. Die Lage der übrigen korrespondierenden Punkte kann nur experimentell bestimmt werden.

Zu diesem Zweck benutzt man folgende (haploskopische) Methode. In einer dem Fernpunkte der etwas kurzsichtigen oder kurzsichtig gemachten Augen befindet sich ein vertikaler weisser Schirm, welcher von den parallelen Gesichtslinien senkrecht durchschnitten wird. Die beiden Schnittpunkte seien auf der weissen Fläche durch zwei ganz kleine Marken sichtbar gemacht (Fig. 143).

Jedes Auge blickt durch eine cylindrische Röhre, deren Axe mit der Gesichtslinie zusammenfällt, so dass dem linken Auge nur die linke, dem rechten nur die rechte Marke sichtbar ist. Dessenungeachtet sieht man nicht zwei Marken, sondern, wie schon aus der oben erwähnten Erfahrung hervorging, eine einzige, welche in die Längsmittellinie des vertikalen Sehfeldes verlegt wird.

Zieht man nun durch die beiden Marken senkrechte Linien, bei f nach oben, bei f' nach unten, so erscheinen sie bei binokularer Fixation als eine einzige im Mittelpunkte geknickte Linie, deren beide Hälften einen nach rechts offenen sehr stumpfen Winkel

[1]) Die folgende Darstellung stützt sich wesentlich auf die von Hering in Hermann's Handbuch (III: 1) gegebene.

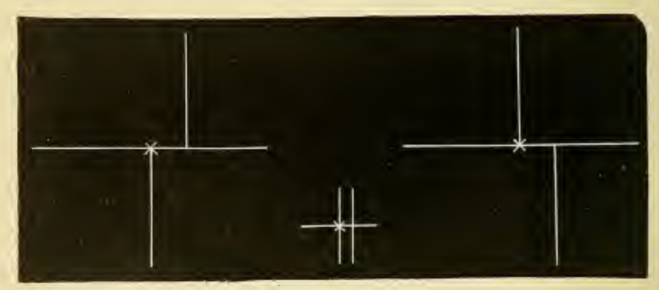
bilden. Bieten wir umgekehrt dem rechten Auge die obere, dem linken die untere Halblinie, so erscheint der Winkel gleichgross, ist aber nach links offen.

Um die Linien ungebrochen zu sehen, müssen wir entweder die vom linken Auge gesehene obere Halblinie mit ihrem oberen Ende, oder die vom rechten Auge gesehene untere Halblinie mit ihrem unteren Ende nach links hin neigen. Soll die Linie ungebrochen und zugleich in der Medianebene erscheinen, so müssen wir die erwähnte Neigung auf beide Halblinien zu gleichen Hälften verteilen. Die für jede Halblinie nötige Neigung ist individuell verschieden und schwankt zwischen 0° und etwa 1° 30'.



Figur 143. Nach Hering.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass bei Parallelstellung der Augenaxen vertikal liegende Netzhautmeridiane nicht genau korrespondieren, sondern dass ein mit dem oberen Ende etwas nach links geneigter Netzhautmeridian des linken Auges einem mit dem oberen Ende um denselben Winkel nach rechts geneigten Meridian des rechten Auges als korrespondierend gehört. Ein Linienbild, welches auf diesen symmetrisch zur Meridianebene geneigten korrespondierenden Meridianen liegt, erscheint, wie der Versuch lehrt, in



Figur 144. Nach Hering.

der Längsmittellinie des Sehfeldes und teilt dasselbe in eine rechte und eine linke Hälfte. Diese Linie wird von Hering als mittler Längsschnitt bezeichnet.

Entsprechende Versuche mit horizontalen Linien ergeben, dass bei den meisten Augen die beiden Halblinien im Sehfelde einen sehr stumpfen Winkel einschliessen. Der Winkel ist nach oben offen, wenn die linke Halblinie dem linken, die rechte dem rechten Auge entspricht. Die betreffende

Abweichung ist aber überhaupt sehr klein und kann vernachlässigt werden. Der mittle Querschnitt (Hering) entspricht also ziemlich genau dem horizontalen Meridian des Auges.

Für die weitere Untersuchung legt man durch jeden Fixationspunkt (Fig. 144) 1) eine horizontale Gerade und 2) eine in der Richtung des mittlen Längsschnittes verlaufende Halblinie, die eine nach oben, die andere nach unten. Parallel zu den stehenden Halblinien legt man in gleichem Abstand vom Fixationspunkte beiderseits nach rechts oder beiderseits nach links eine Halblinie, die eine nach oben, die andere nach unten. Stellt man die Gesichtslinien auf die Fixationspunkte ein, so erscheint im Sehfelde ein rechtwinkliges Kreuz und eine zum stehenden Schenkel desselben parallele Gerade, welche den Netzhautbildern der beiden seitlichen Halblinien entspricht (vgl. die kleine Mittelfigur in Fig. 143). Da die beiden seitlich vom Fixationspunkte gelegenen Halblinien sich auf Längsschnitten abbilden, welche dem mittlen Längsschnitt parallel sind, so folgt, dass diese Längsschnitte korrespondierend sind.

Im allgemeinen findet man die korrespondierenden Längsschnitte dadurch, dass man in jeden Kreuzungspunkt der Richtungslinien (vgl. II, S. 185) eine dem mittlen Längsschnitt parallele Axe stellt und um diese Axe Ebenen legt, welche in gleichen Entfernungen vom mittlen Längsschnitt die beiden Netzhäute schneiden.

Dementsprechend werden die korrespondierenden Querschnitte erhalten, wenn man durch die Linie, welche die Kreuzungspunkte der Richtungslinien der beiden Augen verbindet, eine Ebene legt und sie um diese Linie als Axe rotieren lässt; diese Ebene schneidet dann die beiden Netzhäute in gleichen Entfernungen vom mittlen Querschnitt.

Je zwei Netzhautpunkte, welche sowohl auf korrespondierenden Längsschnitten als auf korrespondierenden Querschnitten liegen, sind korrespondierende Punkte.

Auf Grundlage der solcherart festgestellten Anordnung der korrespondierenden Punkte der beiden Netzhäute lässt sich für jede gegebene Augenstellung berechnen, welche Punkte des Aussenraumes in der Lage sind, sich auf korrespondierenden Punkten abzubilden: man bezeichnet als Horopter den Inbegriff aller derjenigen Punkte im Raum, in welchen sich bei einer bestimmten Augenstellung korrespondierende Richtungslinien schneiden. Durch mathematische Rechnung haben Hering, Helmholtz u. a. den Horopter für verschiedene Augenstellungen bestimmt; eine Darstellung der hierbei gewonnenen Ergebnisse fällt aber ausserhalb der für dieses Buch zu ziehenden Grenzen.

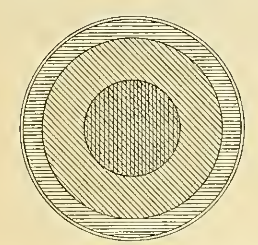
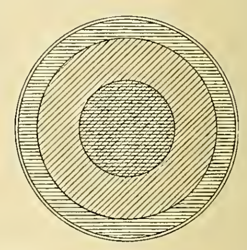
b. Das Einfachsehen mit zwei Augen.

Zur Erklärung der merkwürdigen Thatsache, dass man Objekte, welche sich auf den beiden Netzhäuten abbilden, dennoch als einfache auffasst, könnte man sich denken, dass die von korrespondierenden Punkten der beiden Netzhäute ausgehenden Sehnervenfasern in denselben Nervenzellen des Gehirns endigten.

Dies ist nicht der Fall, und die Selbständigkeit jedes Auges ist eine viel bedeutendere, als sie nach dieser Auffassung sein würde. Es giebt eine Form von Schielen, d. h. von pathologischer Abweichung der Augenstellungen, welche ihren Grund hat in der abnormen Verkürzung von Augenmuskeln bei normaler Innervation (muskuläres Schielen). Die Gesichtslinie des

schielenden Auges weicht um einen gewissen Winkel von der richtigen Stellung ab — dieser Abweichungswinkel ist aber immer gleichgross. Es kann nun der Fall sein, das der Schielende, trotz dieses Fehlers, binokulär fixiert und dabei keine Doppelbilder beobachtet. Es findet sich also hier eine Korrespondenz zwischen den beiden Netzhäuten. Wird nun dem Auge durch eine kleine Operation seine normale Stellung gegeben, so treten alsbald sehr störende Doppelbilder auf, welche nur allmählich verschwinden, sei es, weil das eine Bild vernachlässigt wird, sei es, weil sich abermals eine neue Zuordnung der binokularen Netzhautstellen herstellt (Wundt).

Diese Beobachtungen zeigen, dass die erwähnte Hypothese nicht richtig sein kann, denn dann dürfte nach der Operation kein Einfachsehen mehr möglich sein. Ferner lehren sie, dass die Korrespondenz der Netzhäute überhaupt nicht als angeboren aufzufassen ist, und dass sie in ganz derselben Weise wie das aufrechte Sehen trotz umgekehrter Netzhautbilder zu deuten ist. Angeboren ist nur der Konnex, welcher in

Figur 145. Wettstreit der Sehfelder.

Bezug auf die Bewegungen der beiden Augen und die natürlichen Augenstellungen stattfindet; wegen desselben wird ein fixierter Gegenstand immer auf bestimmten Stellen der beiden Netzhäute abgebildet: durch den Tastsinn erfährt das Kind, wenn es beginnt, seine Gesichtsempfindungen zu analysieren, dass die betreffenden Bilder auf den beiden Netzhäuten thatsächlich einem einzelnen und nicht einem doppelten Objekt entsprechen. Das Einfachsehen mit zwei Augen ist also durch die Erfahrung erworben.

Dass die Hypothese, deren Unzulänglichkeit wir durch diese Betrachtungen nachzuweisen versucht haben, nicht richtig sein kann, geht in der deutlichsten Weise aus folgendem leicht zu machenden Versuch hervor.

Wenn wir zwei in verschiedener Richtung schraffierte Figuren nehmen (Fig. 145) und die eine dem einen und die andere dem anderen Auge bieten, so sollte man, wenn die korrespondierenden Punkte der beiden Augen mit einer und derselben Nervenzelle verbunden wären, erwarten, dass daraus ein doppelt gestreiftes Muster entstehen sollte. Das ist indes nicht der Fall: im Gegenteil zeigt es sich, dass, wenn die vertikalen Linien deutlich gesehen werden, die horizontalen nur undeutlich erscheinen und umgekehrt. Welche Richtung die bevorzugte ist, wird vor allem von der Richtung, in welcher die Augen bewegt werden, bestimmt: die vertikalen Linien treten also bei Bewegungen in vertikaler Richtung, die horizontalen bei Bewegungen in horizontaler Richtung deutlicher hervor.

Diese Erscheinung wird wegen ihrer am schärfsten hervortretenden Eigentümlichkeit als Wettstreit der Sehfelder bezeichnet.

c. Die Tiefenwahrnehmungen.

Die Bedeutung des Sehens mit zwei Augen liegt vor allem in der dadurch erzielten genaueren Schätzung der Entfernung eines Objektes in sagittaler Richtung und in der damit nahe zusammenhängenden Vorstellung des Körperlichen.

Allerdings kann man auch beim Sehen mit einem Auge sagittale Entfernungen auffassen; dies findet aber beim Sehen mit zwei Augen viel genauer statt.

Die Momente, welche beim Sehen mit einem Auge für die Tiefenwahrnehmungen bedeutungsvoll sind, sind folgende: 1) der Gesichtswinkel, 2) die Akkommodation, 3) die Konvergenz der Gesichtslinien.

Der Gesichtswinkel kann selbstverständlich nur dann von Bedeutung sein, wenn es sich um Gegenstände handelt, deren Grösse nur wenig wechselt und die uns wohlbekannt sind. In diesem Falle aber und ganz besonders bei grossen Entfernungen, wo die Akkommodation und die Konvergenz keinen Einfluss ausüben können, hat der Gesichtswinkel eine sehr grosse Bedeutung für unsere Auffassung von sagittalen Entfernungen.

Wie wir schon oben (S. 211) gesehen haben, hängen die Akkommodation und die Konvergenz der Gesichtslinien sehr nahe zusammen, und (vgl. S. 255) bei Akkommodation für die Nähe tritt die Konvergenz auch dann auf, wenn das andere Auge verdeckt ist. Da bei dem Emmetropen die Akkommodation nur bei einer sagittalen Entfernung von weniger als 5 m in Frage kommt und erst bei einer viel geringeren Entfernung von irgend welchem grösseren Betrag ist, so ist es selbstverständlich, dass Akkommodation und Konvergenz nur für verhältnismässig geringe Entfernungen eine Bedeutung haben können.

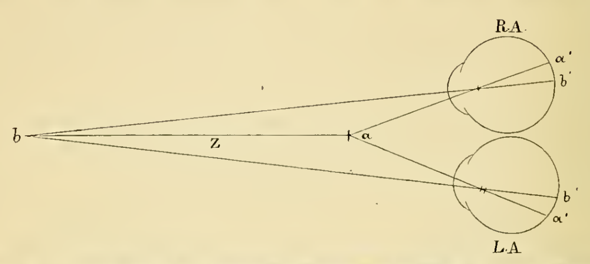
Unter dieser Beschränkung können indes sagittale Entfernungen ziemlich genau geschätzt werden, wie z. B. aus folgendem Versuch von Donders hervorgeht. Der Beobachter befindet sich in einem völlig dunklen Kasten und sieht nach einem durch sehr kleine Induktionsfunken hervorgebrachten leuchtenden Punkte: er hat die Aufgabe, mit seinem Finger die Funken zu treffen. Unmittelbar nach der ausgeführten Bewegung wird das Tageslicht zugelassen und der Abstand der Fingerspitze von dem Lichtpunkte gemessen. Die Entfernung des Lichtpunktes von den Augen variierte zwischen 65 und 610 mm und wurde mit einem Fehler von etwa 3—4 Proc. richtig angegeben. Der Fehler ist hier nicht allein auf Rechnung des Sehens, sondern auch, und zwar vorwiegend, auf Rechnung des Fingers zu setzen.

Es versteht sich, dass, wenn von Akkommodation und Konvergenz gesprochen wird, hier ebensowenig als bei der Schätzung horizontaler und vertikaler Dimensionen die betreffenden Bewegungen immer thatsächlich ausgeführt werden müssen, denn hier wie dort dürfte wohl die Vorstellung von der Grösse der auszuführenden Bewegung massgebend sein.

Die Erfahrung zeigt ganz unzweifelhaft, dass wir mit zwei Augen viel genauer als mit einem Auge sagittale Entfernungen schätzen können, wovon man sich leicht überzeugt, wenn man mit einem Auge versucht,

einen Faden durch ein Nadelöhr zu ziehen. Es muss also noch etwas hinzukommen.

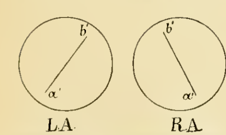
Wenn man einen in der Medianebene des Körpers befindlichen Faden schief stellt, so dass sein oberes Ende (Fig. 146 *a*) nach vorn, sein unteres Ende (*b*) nach hinten (von den Augen gerechnet) gerichtet ist, so erkennt man sogar bei der momentanen Beleuchtung eines elektrischen Funkens — wo also die Augenbewegungen ausgeschlossen sind — die richtige Lage des Fadens, und der Faden erscheint nie doppelt (Aubert). Dennoch fallen, wie die Figur 147 zeigt, die Bilder der Enden des Fadens



Figur 146. Abbildung eines in der Medianebene schief stehenden Fadens auf die beiden Netzhäute.

auf Netzhautpunkte, die gar nicht korrespondierend sind, und nach dem schon Ausgeführten würde man sich daher von vornherein vorstellen, dass der Faden den Eindruck zweier sich kreuzender Linien hervorrufen sollte.

Aus diesem Versuch folgt, dass die Erregung zweier nicht korrespondierender, disparater, Punkte der Netzhäute nicht immer Doppelbilder erzeugt, sondern unter Umständen die Vorstellung eines einzigen Objektpunktes hervorruft. Dieser wird aber nicht in die Ebene des fixierten Punktes, sondern vor bezw. hinter dieselbe verlegt.

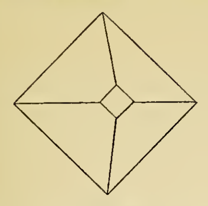
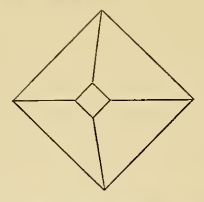


Figur 147. Die Bilder des schief stehenden Fadens auf die Netzhäute.

Die Bedeutung dieser Thatsache muss sehr hoch geschätzt werden, und sie stellt in der That das sogen. stereoskopische Sehen in dessen einfachster Gestalt dar. Wenn wir einen beliebigen Gegenstand, der sich nicht zu weit von den Augen befindet, mit dem rechten und dem linken Auge gesondert betrachten, so finden wir, dass das Bild der beiden Augen nicht genau das gleiche ist. In Figur 148 sind die den beiden Augen zugehörigen Bilder einer abgestumpften Pyramide dargestellt. Ein Blick genügt, um uns davon zu überzeugen, dass diese Bilder unmöglich auf korrespondierende Netzhautpunkte fallen können. Hält man diese Abbildungen vor die Augen, so dass die eine mit dem rechten Auge, die andere mit dem linken fixiert wird, so schmelzen die Bilder in unserer Vorstellung zu dem einer wirklichen, körperlichen Pyramide zusammen.

Um Versuche in dieser Richtung ausführen zu können, muss man gewohnt sein, bei parallelen Gesichtslinien die Augen für die Entfernung der Ebene der Zeichnungen zu akkommodieren. Um sich in dieser Richtung zu üben, nimmt man zunächst möglichst

einfache Objekte, z. B. zwei Linien oder zwei Kreise und trennt die Objekte durch eine vertikale Scheidewand. In dem zuerst von WHEATSTONE angegebenen Stereoskop

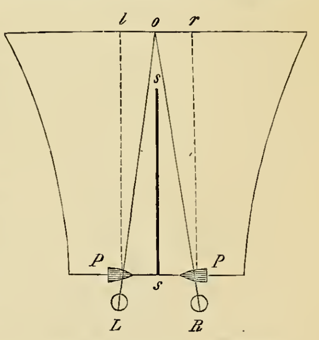
Figur 148.

besitzen wir indes einen Apparat, der es uns erlaubt, sogleich und ohne jede vorhergehende Übung zwei Bilder in der betreffenden Weise zu vereinigen.

Das Stereoskop von WHEATSTONE (Fig. 149) besteht aus zwei unter einem rechten Winkel zusammengefügten Planspiegeln *sss*, in welchen die dem rechten und linken Auge (*L*, *R*) angehörigen Projektionszeichnungen *r* und *l* sich spiegeln, welche in der Entfernung des deutlichen Sehens vor den Spiegeln unter 45° gegen die spiegelnde Fläche aufgestellt sind. Die Augen *L* und *R* sehen dann die Spiegelbilder vereinigt in *O* als Sammelbild.

Figur 149. Wheatstone's Stereoskop.

BREWSTER'S Stereoskop (Fig. 150) besteht aus zwei mit ihren brechenden Kanten nach innen liegenden Prismen *PP* mit konvexen Oberflächen (Hälften einer dicken Konvexlinie von etwa 5 Dioptrieen), eine *r* für das rechte Auge *R*, eine *l* für das linke Auge *L*, durch welche man mit parallelen Gesichtslinien nach den etwa 20 cm entfernten Bildern *r* und *l* für das rechte und linke Auge blickt; zwischen den beiden Prismen in der Medianebene befindet sich ein bis in die Nähe der Zeichnungen reichender schwarzer Schirm *ss*. Durch die Wirkung der Prismen werden bei parallelen Gesichtslinien die geradeaus gelegenen Punkte der Zeichnung zusammengeschoben, so dass *r* und *l* in *o* zu liegen scheinen. Durch die Konvexität der Prismenoberflächen wird das Auge richtig akkommodiert.



Figur 150. Brewster's Stereoskop.

Damit das stereoskopische Sehen für unsere Auffassung des Körperlichen von irgend welcher Bedeutung sein mag, darf das Objekt nicht in zu grosser Entfernung von den Augen liegen, denn in diesem Falle bieten die den beiden Augen zugehörigen Bilder keinen merkbaren Unterschied dar. Die gewöhn-

lichen stereoskopischen Landschaftsphotographien werden in zwei Stellungen gemacht, welche die Distanz der beiden Augen weit übertreffen. Infolgedessen geben uns solche Photographien ein körperliches Bild, wie es uns das natürliche Sehen nicht verschafft.

Zum Eindruck des Körperlichen trägt noch die Verteilung von Licht und Schatten wesentlich bei. Auch die wegen des Staubes stattfindende Lichtabsorption in der Luft spielt bei den Tiefenwahrnehmungen eine hervorragende Rolle, indem dadurch die Lichtstärke eines Objektes um so mehr abnimmt, je entfernter sich dasselbe von uns befindet.

Den psychologisch und auch physiologisch so wichtigen Fragen, die sich an die hier nur kurz berührten Thatsachen anknüpfen, können wir hier nicht näher treten, da eine Erörterung derselben, um von irgend welchem Nutzen zu sein, einen viel grösseren Raum beanspruchen würde, als hier zu unserer Verfügung steht. Aus demselben Grunde müssen wir auch darauf verzichten, die individuelle Entwickelung der Gesichtsvorstellungen und die in dieser Hinsicht so bedeutungsvollen Erfahrungen an operierten Blindgeborenen hier zu behandeln.

Anhang.

Die Ernährung und die Schutzeinrichtungen des Auges.

1. Die Ernährung des Auges. Das Auge stellt eine allseitig geschlossene Kapsel dar, innerhalb welcher sich ein sehr reichliches Gefässnetz besonders in der Aderhaut und deren Fortsetzungen, dem Ciliarkörper und der Iris, verbreitet. Die hierdurch stattfindende grosse Blutzufuhr bezweckt nicht allein, dem Auge das notwendige Ernährungsmaterial zuzuführen, sondern hat ausserdem die wichtige Aufgabe, die normale Spannung im Auge zu erhalten und zu regulieren. Vor allem scheint das Kammerwasser in einem, wenn auch langsam erfolgenden, doch stetigen Wechsel zu sein: es wird ununterbrochen in irgend einer Weise weggeführt und ebenso ununterbrochen wieder neugebildet. Da die Frage über die Abflusswege des Kammerwassers und über die Art und Weise, in welcher es gebildet wird, noch lange nicht als abgeschlossen betrachtet werden kann, so würde eine Darstellung der hierüber gewonnenen Erfahrungen und der an dieselben sich lehnenden Hypothesen einen viel zu grossen Raum beanspruchen. Wir sind um so mehr dazu berechtigt, diese Erörterung hier zu unterlassen, als die betreffende Frage wegen ihrer grossen Bedeutung für gewisse Augenkrankheiten in den Lehrbüchern der Augenheilkunde die gebührende Aufmerksamkeit gefunden hat.

Der intraokulare Druck hat für die Leistungen des Auges eine sehr grosse Bedeutung, denn nur wenn dieser von der normalen Grösse ist, kann der optische Apparat des Auges den an ihn gestellten Anforderungen Genüge leisten. Wenn der intraokulare Druck, z. B. durch Punktion der vorderen Augenkammer herabgesetzt wird, so sinkt der Augapfel zusammen, die Hornhaut wird gefaltet und der optische Apparat ist natürlich nunmehr für seine Aufgaben ganz untauglich. Auch wird das Kammerwasser nach einem solchen Eingriff sehr schnell wieder abgesondert. Dabei stellt sich das interessante Verhalten dar, dass die neue Flüssigkeit an Eiweiss viel reicher als das normale Kammer-

wasser ist. Letzteres hat folgende Zusammensetzung: Wasser 98.7 Proc., feste Stoffe 1.3 Proc., darunter 0.08—0.12 Proc. Eiweiss.

Der normale intraokulare Druck beträgt beim Kaninchen etwa 8—12 mm, beim Hunde etwa 20—30 und beim Menschen 20—50 mm Hg, kann aber bei gewissen Augenerkrankungen einen viel höheren Wert erreichen.

2. Die Schutzvorrichtungen des Auges. Das Auge ist oben, unten, hinten und an den Seiten durch knöcherne Wände geschützt; nur vorn ermangelt es eines solchen festen Schutzes, der ja auch hier nicht in Frage kommen könnte. Statt dessen haben wir die Augenlider, welche reflektorisch äusserst leicht beweglich sind und durch ihren Schluss nicht allein vielerlei Schädlichkeiten vom Auge abhalten, sondern auch das Licht ausschliessen, wodurch die Netzhaut Gelegenheit findet, sich von Zeit zu Zeit etwas auszuruhen (vgl. II, S. 230).

Auch die Cilien müssen wohl in erster Linie als Schutzvorrichtungen gegen das Eindringen von Staub u. s. w. in das Auge aufgefasst werden. Die Augenbrauen hätten die Aufgabe, das Auge vor dem von der Stirn herabfliessenden Schweiss zu schützen.

Endlich sind unter den Schutzvorrichtungen des Auges noch die Thränendrüsen zu erwähnen. Die in ihnen secernierte Flüssigkeit, die Thränen, hat eine schwach alkalische Reaktion, enthält etwa 0.5 Proc. Albumin und 1.3 Proc. anorganische Bestandteile (NaCl), sowie 98.2 Proc. Wasser. In erster Linie schützen die Thränen die vorderen Teile des Auges vor dem Austrocknen, in welcher Leistung sie jedoch, wie es scheint, zu einem gewissen Grade von der Sekretion der Bindehaut ersetzt werden können. Da sie ununterbrochen von der Thränendrüse nach den Thränenpunkten über das Auge fliessen, so werden sie dabei allerlei Infektionsstoffe, wie Bakterien u. dgl. aus dem Konjunktivalsack herausspülen können. Welche Bedeutung dies hat, lässt sich zur Zeit noch nicht übersehen, da wir über die Menge der unter normalen Verhältnissen abgegebenen Thränen kaum etwas Bestimmtes sagen können. Nach einer Beobachtung von Magaard an einem Kranken mit Ektropium des oberen Augenlides würde die von einer Thränendrüse täglich abgesonderte Menge nur 3.2 g betragen, was jedoch als Mittelwert entschieden als zu gering betrachtet werden muss.

Die Sekretion der Thränendrüse scheint sowohl durch den Halssympathicus als von cerebralen Nerven ausgelöst werden zu können. Diese Drüse würde sich also in Bezug auf die Innervation ganz wie die Speicheldrüsen verhalten. Über den cerebralen Absonderungsnerven gehen die Angaben auseinander. Während einige Autoren ihn im N. trigeminus finden, geben andere an, dass nur der Facialis von Hause aus secernierende Fasern für die Thränendrüse enthält.

Als nächstes Centrum der Thränenabsonderung geben Bechterew und Mislawsky den Sehhügel an. Dieselben Autoren haben ausserdem gefunden, dass beim Hunde die Reizung der inneren Teile des vorderen und hinteren Abschnittes der Sigmoidalwindung sowie, wenn auch in einem erheblich geringeren Grade, die der äusseren Teile derselben Windung eine Thränenabsonderung hervorruft.

Die Absonderungsnerven der Thränendrüsen werden reflektorisch von allen centripetalen Hirnnerven und vielen Rückenmarksnerven, sowie durch psychische Affekte aller Art erregt.

Bei der Thätigkeit der Thränendrüsen treten morphologische Veränderungen in den Drüsenzellen zum Vorschein, welche denjenigen bei den Eiweissdrüsen genau entsprechen (vgl. I, S. 239) und daher hier keine nähere Berücksichtigung beanspruchen.

Von den Thränendrüsen werden die Thränen durch zahlreiche Ausführungsgänge in den Konjunktivalsack abgegeben; sie strömen hier längs der vorderen Oberfläche des Auges zwischen diesen und der Innenfläche der Augenlider zu dem Thränensee. Unter diesem Verlauf muss natürlich die Thränenflüssigkeit durch Abdünstung koncentrierter werden; diese Eindickung wird jedoch vielleicht durch Diffusion mit der Konjunktivalschleimhaut und deren Gefässe innerhalb enger Grenzen gehalten. In den Thränensee

münden die beiden Thränenpunkte, welche die Öffnungen der Thränenkanälchen darstellen, durch welche die Thränen in den Thränensack gelangen und von da durch den Thränennasengang in die Nasenhöhle übergehen.

Durch das Sekret der Meibom'schen Drüsen werden die Ränder der Augenlider mit Fett überzogen und verhindern also im allgemeinen das Überfliessen der Thränen. Nur wenn die Thränenabsonderung gewisse Grenzen überschreitet, kann die Gesamtmenge der Thränen nicht auf dem natürlichen Wege wegströmen, und die Thränen fliessen über.

Der ziemlich komplicierte Mechanismus der normalen Thränenableitung kann hier nicht näher besprochen werden.

Litteratur: Aubert, Physiologische Optik (Graefe-Saemisch's Handb. der Augenheilkunde, II: 2: Leipzig 1876). — Fick, Kühne und Hering, Gesichtssinn (Hermann's Handb. der Physiologie, III: 1; Leipzig 1879). — Helmholtz, Handbuch der physiologischen Optik. Zweite Auflage. Hamburg und Leipzig 1886—1896. Daselbst auch ein ausführliches Verzeichnis der gesamten Litteratur über die physiologische Optik. — Hering, Zur Lehre vom Lichtsinn. Wien 1878. — v. Kries, Abhandlungen zur Physiologie der Gesichtsempfindungen. Leipzig 1897. — Wundt, Lehrbuch der physiologischen Psychologie. Leipzig 1893.

ZWEIUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Die Physiologie der Nervenzelle und des Rückenmarkes.

§ 1. Allgemeines über den feineren Bau des Nervensystems.

Schon seit lange teilt man das Nervengewebe in zwei Elemente: Nerven- oder Ganglienzellen und Nervenfasern. Erstere wurden zuerst in den Spinalganglien von EHRENBERG gesehen (1833). Dass die Fortsätze der Nervenzellen zum Teil in Nervenfasern übergehen, wurde zuerst von REMAK für die sympathischen Nervenfasern der Wirbeltiere (1838) und bald darauf von HELMHOLTZ und HANNOVER für die Wirbellosen (1842) nachgewiesen. DEITERS zeigte (1863), dass alle centralen Nervenzellen zwei Arten von Fortsätzen haben, nämlich 1) Axencylinderfortsätze, welche mit dunkelrandigen Nervenfasern in Verbindung stehen, indem sie in deren Axencylinder übergehen, und 2) Protoplasmafortsätze, welche sich sehr fein verästeln, und über deren Endschicksal DEITERS völlig im ungewissen blieb.

Die neueren Forschungen über den feineren Bau des Nervensystems sind wesentlich auf der von GOLGI (1880) eingeführten Methode basiert, die nervösen Elemente mit Silber zu imprägnieren, und haben zu der folgenden allgemeinen Auffassung geführt (GOLGI, CAJAL, RETZIUS, v. LENHOSSEK u. a.).

Das Nervensystem besteht aus zahlreichen, unter einander anatomisch wie genetisch nicht zusammenhängenden Nerveneinheiten, die nunmehr allgemein als Neuronen bezeichnet werden. Der Hauptteil eines Neurons ist selbstverständlich die Nervenzelle. Von derselben gehen mehr oder weniger zahlreiche Ausläufer aus, von welchen ein oder zwei (in gewissen Zellen mehrere) als Axencylinder in Nervenfasern fortgesetzt und infolgedessen als Axencylinder- oder Nervenfortsätze bezeichnet werden, während die übrigen, die sogen. Dendriten (die Protoplasmafortsätze DEITERS') sich unaufhörlich in immer feinere Ästchen zerteilen und hierdurch die Oberfläche der Nervenzelle in einem zuweilen sehr beträchtlichen Grade vergrössern.

Der Nervenfortsatz läuft als wesentlichster Bestandteil der Nervenfasern bis zu deren Endverzweigung, woselbst er sich in der Regel in ein kleines Bäumchen zersplittert. Während seines Verlaufes innerhalb des centralen

Nervensystemes giebt der Nervenfortsatz in der Regel mehr oder weniger zahlreiche Seitenzweige (Kollateralen) ab, welche ihrerseits nach einem kürzeren oder längeren Verlauf, ganz wie die Nervenfaser selbst, mit kleinen Bäumchen endigen.

Sowohl in dem centralen als in dem sympathischen Nervensystem sind die einzelnen Neuronen in der Weise mit einander verbunden, dass die Endbäumchen eines Neurons den Zellkörper eines anderen Neurons umspinnen, indem sie mit den Dendriten des letzteren in Berührung kommen. Eine Zusammenwachsung d. h. eine wirkliche Kontinuität zwischen Dendriten und Endbäumchen wird von der grossen Mehrzahl der Forscher, die sich mit diesem Gegenstand beschäftigt haben, entschieden in Abrede gestellt, obgleich es doch nicht absolut geleugnet werden kann, dass die benutzten Färbungsmethoden möglicherweise die letzten Verbindungen der Dendriten einer Nervenzelle mit den Endbäumchen einer anderen ungefärbt gelassen haben.

Das ganze Nervensystem stellt nun nichts anderes dar als zahlreiche in der erwähnten Weise unter einander verbundene Neuronen. Wie sich diese Architektur in Einzelheiten gestaltet, wird uns der Bau des Rückenmarkes lehren.

§ 2. Der Bau des Rückenmarkes[1].

Auf einem Querschnitt des Rückenmarkes (s. Fig. 151) bemerken wir: die graue, Nervenzellen enthaltende Substanz und die sie umgebende, aus Nervenfasern bestehende weisse Substanz. Das Rückenmark ist durch die vordere (*a*) und hintere Längsfurche (*b*) in zwei symmetrische Hälften geteilt, welche durch die beiden Kommissuren (*q*, *r*), die vordere weisse, und die hintere graue, in Verbindung miteinander stehen.

Die graue Substanz, welche in ihrer Mitte vom Centralkanal (*k*) durchzogen ist, hat im allgemeinen die Form eines H, zeigt aber an verschiedenen Niveaus ein etwas verschiedenes Aussehen.

Die Wurzelfasern treten an jeder Hälfte des Rückenmarkes in zwei gesonderten Gruppen in das Rückenmark hinein und werden als vordere und hintere Wurzeln bezeichnet. Durch dieselben wird die weisse Substanz des Rückenmarkes auf jeder Seite in drei Abteilungen getrennt, nämlich 1) die Vorderstränge, zwischen der vorderen Längsfurche und den lateralen Fasern der vorderen Wurzeln; 2) die Seitenstränge, zwischen diesen und den hinteren Wurzelfasern; 3) die Hinterstränge, zwischen den letzteren und der hinteren Längsfurche.

Die graue Substanz wird jederseits in das Vorderhorn und Hinterhorn geteilt. In dem unteren Hals- und oberen Brustmark wird der lateralste Teil des Vorderhorns mehr und mehr selbständig und hebt sich schliesslich als Seitenhorn (*o*) ab. Im unteren Brustteil verschwindet es wieder.

Unter den Nervenzellen der grauen Substanz bemerken wir 1) die in verschiedenen Gruppen angeordneten Zellen des Vorderhorns (*m*); 2) die Zellen der sogen. CLARKE'schen Säulen (*s*) an der Grenze zwischen Vorder- und Hinterhorn (in der Ausdehnung vom Ende des Halsmarkes bis zum Anfang des Lendenmarkes); 3) die Zellen der Substantia gelatinosa ROLANDI, an der Spitze des Hinterhorns; 4) übrige Zellen in dem Hinterhorn.

---

[1]) Nach EDINGER, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. Fünfte Auflage. Leipzig, F. W. C. Vogel, 1896.

Die in den vorderen Wurzeln eintretenden Fasern sind die Axencylinderfortsätze von den Zellen in dem Vorderhorn derselben oder, in viel geringerer Zahl, der entgegengesetzten Seite; die letzteren passieren natürlich die vordere Kommissur vor ihrem Austritt aus dem Rückenmark.

Die Zellen des Hinterhorns dagegen stehen in keiner direkten Verbindung mit Wurzelfasern, und die in den hinteren Wurzeln enthaltenen Nerven stellen Fortsätze von Nervenzellen in den Spinalganglien dar.

Die Nervenzellen in den Spinalganglien sind meistens unipolar, d. h. sie entsenden nur einen einzigen Ausläufer; nach einem kurzen Verlauf teilt dieser sich aber in zwei Äste, von welchen der eine peripherwärts geht und sich mit der vorderen Wurzel zum gemischten Nervenstamm vereinigt, während der andere Ast als hintere Wurzel in das Rückenmark eintritt. Hier teilen sich fast alle die Wurzelfasern in einen absteigenden und einen aufsteigenden Ast, welche alle beide Kollateralen aussenden und nach einem kürzeren und längeren Verlauf gleichwie die Kollateralen in die graue Substanz eintreten und in die gewöhnlichen, die Nervenzellen der grauen Substanz umspinnenden Endbäumchen endigen. Endlich scheint es in den hinteren Wurzeln einige wenige Fasern zu geben, welche den Nervenzellen in den Spinalganglien nicht entstammen, sondern von Zellen in dem Vorderhorn ausgehen.

Figur 151. Halbschematischer Querschnitt des Rückenmarkes. Nach Erb. *a*, vordere, *b*, hintere Längsfurche, *c*, Vorderstrang, *d*, Seitenstrang, *e*, Hinterstrang, *f*, Funiculus gracilis, *g*, Funiculus cuneatus, *h*, vordere, *i*, hintere Wurzel, *k*, Centralkanal, *l*, Sulcus interm. post., *m*, Zellen des Vorderhorns, *n*, Zellen des Hinterhorns, *o*, Seitenhorn, *p*, Processus reticularis, *q*, vordere Kommissur, *r*, hintere Kommissur, *s*, Clarke'sche Säule.

Die peripheren Nervenfasern haben also ihre Ursprungszellen entweder in den Zellen der Vorderhörner oder in denjenigen der Spinalganglien.

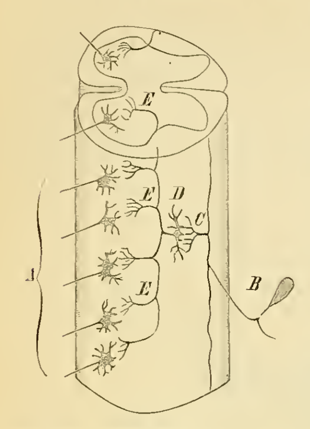
Diejenigen Nervenfasern, welche dem Spinalganglion entstammen, sind centripetal, die Nervenfasern, die aus den Nervenzellen der Vorderhörner entspringen, centrifugal.

In Bezug auf die weiteren Verbindungen der beiden Fasergattungen haben wir zu unterscheiden: 1) die sekundäre centrifugale Bahn; 2) die sekundäre centripetale Bahn und 3) die Bahnen, welche den Übergang einer centripetalen Erregung auf die centrifugalen Bahnen vermitteln.

Als sekundäre centrifugale Bahn bezeichnen wir diejenigen Verbindungen, durch welche die Nervenzellen der Vorderhörner mit den höheren Teilen des centralen Nervensystemes verbunden werden; diese Verbindungen stellen diejenigen Bahnen dar, durch welche eine in den höheren Teilen des centralen Nervensystemes in irgend welcher Weise ausgelöste Erregung auf die Ursprungszellen der centrifugalen Nerven übertragen wird. Eine solche Bahn ist die später näher zu studierende Pyramidenbahn. Diese ist aus den Axencylinderfortsätzen gewisser Nervenzellen der Grosshirnrinde gebildet; die Nervenfasern, aus welchen sie zusammengesetzt ist, entsenden zahlreiche Kollateralen, deren Endbäumchen die soeben besprochenen Nervenzellen der Vorderhörner umspinnen,

Die centripetalen Erregungen werden nach den höheren Teilen des Nervensystemes dadurch übertragen, dass die aus den Spinalganglien kommenden Nervenfasern die Nervenzellen in den Hinterhörnern umspinnen, deren Axencylinderfortsätze die Erregung weiter führen.

Der Übergang von den centripetalen zu den centrifugalen Bahnen kann in mehrfacher Weise stattfinden. Das Einfachste ist der Fall, wenn eine centripetale Nervenfaser oder eine Kollaterale einer solchen mit ihrem Endbäumchen die Ursprungszelle einer centrifugalen Nervenfaser umspinnt.



Figur 152. Schema nach Kölliker und v. Lenhossek. *A*, centrifugale Zellen mit Wurzelfasern; *B*, Spinalganglienzelle mit ihrem Ausläufer; *C*, eine sensible Kollaterale; *D*, Strangzelle mit T-förmig geteiltem Nervenfortsatz; *E*, dessen Kollateralen.

Oder auch stellt sich die Sache in folgender Weise dar (vgl. das Schema Fig. 152). Das Endbäumchen einer centrifugalen Nervenfaser (*B*) oder Kollaterale (*C*) umspinnt eine Nervenzelle (Strangzelle) irgendwo im centralen Nervensystem (*D*). Diese Zelle sendet einen Axencylinderfortsatz aus, der eine grössere oder geringere Zahl von Kollateralen (*E*) trägt, welche ihrerseits je eine Vorderhornzelle (*A*) umspinnen. Durch diese Anordnung wird, wie ersichtlich, die Erregung von einer einzigen centripetalen Nervenfaser auf eine grosse Anzahl centrifugaler Fasern übertragen, und noch reichlicher wird diese Verbindung, wenn wir uns zwischen der Zelle (*D*) und den centrifugalen Zellen (*A*) noch eine oder mehrere solche verbindende Zellen eingeschoben denken.

Dies alles enthält nichts Hypothetisches, sondern stützt sich auf sicher konstatierte Thatsachen. Durch die Kollateralen und die verbindenden Zellen ist also ausserordentlich reichlich dafür gesorgt, dass eine centripetale Erregung direkt oder unter Vermittlung anderer Neuronen fast an jedem Punkt ihrer Bahn mit den Ursprungszellen centrifugaler Nerven in Verbindung kommen kann, und hierin haben wir die anatomische Grundlage für die durch physiologische Beobachtungen längst festgestellte Thatsache, dass eine solche Verknüpfung der centripetalen und centrifugalen Bahnen in der mannigfachsten Weise stattfindet.

§ 3. Verschiedene Arten von Nerven.

a. Einteilung der Nerven nach ihrer physiologischen Aufgabe.

In Bezug auf ihre physiologische Aufgabe lassen sich die Nerven in zwei grosse Hauptabteilungen: centrifugale und centripetale Nerven zusammenfassen. Erstere übertragen Impulse von dem centralen Nervensystem nach den peripheren Organen in allen Teilen des Körpers, während letztere von allen Teilen des Körpers Nachrichten nach dem centralen Nervensystem bringen.

1. Zu den centrifugalen Nerven gehören:

α. Die motorischen Nerven, d. h. diejenigen Nerven, welche bei ihrer Reizung Kontraktion der Körpermuskeln hervorrufen, also die Nerven der Skelettmuskeln, ferner die gefässverengenden Nerven, die motorischen Nerven für die Muskulatur des Darmes, der Drüsengänge, der Bronchien u. s. w.

β. Die sekretorischen Nerven vgl. oben I, S. 235 (Speicheldrüsen), I. S. 242 (Magenschleimhaut), I, S. 250 (Pankreas), I, S. 380 (Schweissdrüsen).

γ. Die hemmenden Nerven, d. h. Nerven, welche eine stattfindende dissimilatorische Thätigkeit aufheben oder herabsetzen. Hierzu gehören vor allem der Herzvagus (vgl. I, S. 164), ferner die gefässerweiternden Nerven (I, S. 208), die hemmenden Nerven des Darmes (I, S. 273).

Betreffend die bei der Reizung der hemmenden Nerven in den verschiedenen Organen stattfindenden inneren Vorgänge wissen wir nur sehr wenig. Für den Herzvagus besitzen wir allerdings gewisse Beobachtungen, welche dafür sprechen, dass dieser Nerv bei seiner Reizung im Herzen Vorgänge hervorruft, welche den bei der Kontraktion stattfindenden entgegengesetzt sind, und man hat daraus den Schluss gezogen, dass der Vagus einen nutritiven Einfluss auf das Herz ausübt. Erfahrungen, welche jüngst von Pawlow veröffentlicht worden sind, zeigen indes, dass dieser Einfluss wenigstens nicht so durchgreifend sein dürfte, wie ich ihn oben (I, S. 166) dargestellt habe, denn unter günstigen Umständen kann das Tier nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung noch monatelang am Leben bleiben, ohne dass im Herzen irgend welche pathologisch-anatomische Veränderungen bei der Sektion nachgewiesen werden können.

Auf die Frage nach dem Einfluss des Nervensystems auf den Ernährungszustand der Organe werden wir in § 4a zurückkommen müssen.

2. Zu den centripetalen Nerven gehören:

α. Alle diejenigen Nerven, welche bewusste Empfindungen hervorrufen, also die Nerven der höheren Sinne, die Tast-, Temperatur- (und Schmerz-) Nerven der Haut, die Nerven der inneren Organe, insofern ihre Erregung zum Bewusstsein gelangt.

β. Nerven, welche keine bewussten Empfindungen hervorrufen, sondern dem centralen Nervensystem Nachrichten von den verschiedenen Organen bringen, durch welche dieses, ohne dass dabei Bewusstsein oder Wille beteiligt sind, die Thätigkeit der Organe in der einen oder anderen Richtung beeinflusst wird. Beispiele von solchen Nerven haben wir im Depressor (I, S. 169) und im Lungenvagus (I, S. 309).

Eine scharfe Trennung dieser beiden Gruppen lässt sich übrigens nicht durchführen, da es sehr wahrscheinlich ist, dass zahlreiche Nerven der zweiten Gruppe bei genügend starker Reizung einen Schmerz, d. h. eine bewusste Empfindung auslösen.

b. Die besonderen Eigenschaften verschiedener Arten von Nervenfasern.

Die histologischen Beobachtungen haben ergeben, dass die Nervenfasern hinsichtlich ihres Baues Differenzen darbieten, und es ist von vornherein anzunehmen, dass diese Verschiedenheit zum Teil wenigstens ein Ausdruck von Differenzen der physiologischen Wirkungsweise sind. Unsere hierhergehörigen Kenntnisse sind indes noch sehr dürftig und erlauben kaum irgend welche bestimmten Schlussfolgerungen. Um den Standpunkt unseres Wissens in dieser Frage darzulegen, erlaube ich mir, aus einer von Engelmann vor kurzem mitgeteilten Zusammenstellung folgende Übersicht hier wiederzugeben.

Der konstante Strom wirkt auf die meisten centrifugalen Nerven nur bei Schliessung und Öffnung, auf die meisten centripetalen aber während der ganzen Schliessungsdauer merklich erregend (vgl. II, S. 14).

Derselbe Unterschied besteht zwischen beiden Gruppen funktionell verschiedener Nerven in Rücksicht auf die tetanisierende Wirkung übernormaler, nicht tödlich wirkender Temperaturen.

Ungleiche Reizbarkeit gegen Induktionsströme zeigen bei demselben Tier die Nerven der Strecker und Beuger der Extremität, die der Öffner und Schliesser der Krebsschere, die Beschleunigungs- und Hemmungsfasern des Herzens. — Viele chemische Agentien wirken auf motorische Nerven stark erregend, auf sensible anscheinend gar nicht oder sehr viel schwächer. — Die herzhemmenden Fasern werden durch lokale Einwirkung von KNO_3 von

$^1/_1$ Proc. auf den Herzvagusstamm gelähmt, bei Erhaltung der Erregbarkeit der Acceleratoren u. s. w.

Mehrere dieser Unterschiede sind wohl zum Teil wenigstens von den Endorganen abhängig, andere dürften aber wahrscheinlich von wirklichen Differenzen der Nervenfasern selbst bedingt sein. Obschon diese Frage nicht leicht in der einen oder anderen Richtung bestimmt zu entscheiden ist, wird man, wie Engelmann bemerkt, jedenfalls gut thun, mit Verallgemeinerungen vorsichtig zu sein und darf also nicht die an einer Nervengattung gewonnenen Ergebnisse ohne weiteres auf alle Nerven übertragen.

c. Der Bell'sche Lehrsatz.

Betreffend die physiologische Aufgabe der vorderen und der hinteren Wurzeln stellte sich der berühmte Anatom Willis vor, das jene mit dem Grosshirn (dem Centralorgan für die Sensibilität und die Motilität), diese aber mit dem Kleinhirn (dem Centralorgan für die vegetativen Verrichtungen: Cirkulation, Nutrition, Sekretion u. s. w.) in Verbindung ständen. Noch im Jahre 1811 suchte Bell die Richtigkeit dieser Anschauung experimentell nachzuweisen, ging aber, nachdem Magendie 1822 seine hierher gehörigen, sogleich zu besprechenden Untersuchungen veröffentlicht hatte, zu der Ansicht dieses Autors über. Das Gesetz von der verschiedenen Funktion der vorderen und hinteren Rückenmarkswurzeln wird indes allgemein als der Bell'sche Lehrsatz bezeichnet.

Der Bell'sche Lehrsatz sagt uns, dass die vorderen Rückenmarkswurzeln nur centrifugale, die hinteren nur centripetale Nervenfasern enthalten.

Ursprünglich wurde von Magendie, Bell, Johannes Müller und deren Nachfolgern nur nachgewiesen, dass in den vorderen Rückenmarkswurzeln allein motorische Nerven enthalten waren. Nachdem man aber andere centrifugale Nerven entdeckt hatte, wurde bald der Nachweis geliefert, dass auch diese in die vorderen Wurzeln austreten, und zwar für die gefässverengenden Nerven von Pflüger und Claude Bernard, für die gefässerweiternden Nerven von Dastre und Morat sowie von Gaskell, für die Schweissnerven von Luchsinger.

Von der absoluten Gültigkeit des Bell'schen Lehrsatzes war man eine zeitlang allgemein überzeugt, fortgesetzte Arbeiten zeigten indessen, dass sehr bemerkenswerte Ausnahmen von demselben zu konstatieren sind. Die hinteren Wurzeln enthalten nämlich nicht ausschliesslich centripetale, sondern auch, obgleich in einer verhältnismässig geringen Zahl, centrifugale Nervenfasern. Nach Stricker und seinen Schülern führen die hinteren Wurzeln der IV. und V. Lumbalnerven (Hund) gefässerweiternde Nerven für die hinteren Extremitäten, und die hinteren Wurzeln des Plexus brachialis solche für die vorderen Extremitäten. Nach Steinach würden sich (beim Frosch) in den hinteren Wurzeln der III. bis VI. Rückenmarksnerven motorische Nerven für den Oesophagus, den Magen und den Darm, incl. Rectum vorfinden, was indessen von Horton-Smith bestimmt verneint wird, der aber seinerseits in gewissen Fällen Fasern für die Skelettmuskeln des Frosches in den hinteren Wurzeln gefunden hat.

Noch eine andere Ausnahme von dem Bell'schen Lehrsatz hat man beobachtet — diese Ausnahme ist aber nur eine scheinbare. Magendie selbst bemerkte, dass zuweilen auch die vorderen Wurzeln sensibel waren. Longet zeigte aber, dass sich diese Sensibilität der vorderen Wurzel nur bei intakter hinterer Wurzel nachweisen liess, dass sie also von Fasern aus der hinteren Wurzel herrührte, welche von dieser auf die vordere Wurzel übergingen. Die letztere war also nicht von Hause aus sensibel, und ihre Sensibilität wurde in der Folge als eine „rückläufige" bezeichnet (sensibilité récurrente).

Nun nahm man eine Zeit lang an, dass sensible Fasern nur auf die motorische Wurzel desselben Nervenpaares übergingen. Die klinische Erfahrung lehrte indessen, dass dieser Übergang in einem viel grösseren Umfange stattfindet, indem in der Peripherie des Körpers die centripetalen Nerven vielfach von dem einen Stamm auf den anderen übergehen, so dass hier die sensible Leitung gewissermassen in beiden Richtungen stattfindet.

§ 4. Die Leistungen der Nervenzelle.

a. Die nutritive Aufgabe der Nervenzelle.

Im Jahre 1852 fand Waller sen., als er (am Hunde oder an der Katze) die hintere Wurzel der II. Cervikalnerven zwischen Ganglion und Rückenmark durchschnitt und die Tiere nach einiger Zeit tötete, dass das mit dem Ganglion noch verbundene periphere Ende der Wurzel normal blieb, während das centrale Ende derselben sowie dessen Fortsetzung in das Rückenmark degenerierte. — Wenn er dagegen den Nerven peripher vom Ganglion durchschnitt, so degenerierte das periphere Ende des Nerven, während das centrale Ende samt der Fortsetzung derselben in das Rückenmark normal blieben. Endlich zeigte es sich, dass nach Durchtrennung der vorderen Wurzel das periphere Ende der centrifugalen Nervenfaser degenerierte, während das centrale Ende normal blieb.

Schon vor Waller hatte Türck (1850) bei seinen Untersuchungen über das centrale Nervensystem gefunden, dass eine partielle Durchschneidung des Rückenmarkes in den Rückenmarkssträngen eine Degeneration hervorrief, welche sich sowohl aufwärts, als abwärts, aber nicht in denselben Fasersträngen fortpflanzte.

Durch diese Arbeiten war also nachgewiesen, *dass eine Nervenfaser nur in dem Falle normal bleibt, wenn sie in unversehrter Verbindung mit der zugehörigen Nervenzelle steht.* Diese Thatsache hat ihre Merkwürdigkeit wesentlich verloren, seitdem wir wissen, dass die Nervenfasern nichts anderes sind, als lange Ausläufer von Nervenzellen, denn es ist ja ziemlich selbstverständlich, dass ein Ausläufer degenerieren muss, wenn sein Zusammenhang mit der Nervenzelle aufgehoben wird.

Die Waller'sche *Degeneration* ist von einer sehr grossen Bedeutung gewesen für die Erforschung der Leitungsbahnen im centralen Nervensystem (vgl. später) sowie auch sonst, wie z. B. bei der Untersuchung, von welcher Nervenwurzel ein bestimmter Nerv stammt, oder um die verschiedenen Nervenfasern, die zu einem Nervenstamm gehören, von einander physiologisch zu isolieren, was daher gelingt, weil nicht alle Nervenfasern nach der Durchtrennung gleichschnell degenerieren.

Wir sind indes genötigt, dem Gesetz von Waller einen Zusatz hinzuzufügen. Man hat nämlich gefunden, *dass auch der mit der Nervenzelle noch zusammenhängende Stumpf sowie diese selbst nach der Durchschneidung des Nerven sekundäre Veränderungen darbieten.* Hierbei scheinen sich die Verhältnisse bei den motorischen Zellen und denen der Spinalganglien etwas anders zu gestalten. Bei jenen treten gewisse, unter anderem durch Volumabnahme charakterisierte Störungen im Bau der Zelle etwa 40 Stunden nach Durchschneidung des Nerven ein, dauern 15—20 Tage, um dann einem Restitutionsstadium Platz zu machen. Dieses dauert länger, und erst etwa 90 Tage nach der Durchschneidung des Nerven haben die Zellen ihr normales Volumen wieder erreicht.

Auch bei den Spinalganglienzellen zeigen sich nach Durchschneidung des zugehörigen Nerven Strukturveränderungen, welche nach etwa 15 Tagen ihr Maximum erreichen. Die weitere Entwickelung der Alteration ist aber eine andere; während in der motorischen Zelle ein Restitutionsstadium eintritt, erleiden die Spinalganglienzellen eine Destruktion oder Degeneration, so dass sie schliesslich verschwinden. Um normal bleiben zu können, hat also die Spinalganglienzelle die von der Peripherie kommenden Erregungen nötig.

Nach Durchschneidung der sensiblen Nerven scheinen sich die Störungen indes nicht auf die Zellen des ersten Neurons zu beschränken, sondern auch die des zweiten Neurons, welches mit dem ersten verbunden ist, werden davon befallen. Wenn diese Beobachtung richtig ist, so folgt daraus, dass die Neuronen einen trophischen Einfluss aufeinander ausüben und dass dieser Einfluss für das Erhaltensein der normalen anatomischen Integrität unbedingt nötig ist. — Dass nach dem entsprechenden Eingriff auf einen motorischen Nerven eine Restitution stattfindet, sei durch die trophischen Erregungen bedingt, welche die motorische Nervenzelle von den sie umgebenden Endbäumchen erhält (van Gehuchten).

Eine Ausnahme vom Waller'schen Gesetz, die aber nur scheinbar ist, liegt ferner darin, dass man nach Durchschneidung einer hinteren Wurzel zwischen Rückenmark und Ganglion in dem peripheren Stumpf einige wenige degenerierte Fasern antrifft, während im centralen, mit dem Rückenmark zusammenhängenden Stumpf einige Fasern vorkommen, welche der Degeneration entgangen sind (Joseph). Diese Fasern stellen wahrscheinlich die centrifugalen Fasern dar, welche, wie wir schon gesehen haben, in die hinteren Wurzeln verlaufen und Zellen im Rückenmark selbst entstammen. Gegen diese Angaben ist indes Sherrington mit der grössten Bestimmtheit aufgetreten. Nach seinen Untersuchungen, welche sich auf ein grosses Material erstrecken, gelten sie allerdings für die niederen Wirbeltiere, bei den Säugetieren (Affe, Hund, Katze) findet aber vom Waller'schen Gesetz keine solche Ausnahme wie die soeben erwähnte statt; unter den in den hinteren Wurzeln enthaltenen Fasern hat keine einzige ihren Ursprung in Zellen des Rückenmarkes, sondern alle diese Fasern stellen Ausläufer von Zellen dar, die ausserhalb des Rückenmarkes liegen.

Die nutritive Wirkung der Nervenzellen erstreckt sich aber nicht allein auf die Nervenfasern, sondern auch auf die von ihnen versorgten Gewebe, denn eine alte Erfahrung hat ergeben, dass der normale Ernährungszustand zahlreicher Organe davon abhängig ist, dass sie durch ihre Nerven mit dem centralen Nervensystem in ununterbrochenem Zusammenhang stehen. Wie wir schon gesehen haben, entartet der Skelettmuskel, wenn sein motorischer Nerv durchschnitten wird. Die Submaxillarisdrüse nimmt nach Durchschneidung ihres cerebralen Absonderungsnerven ununterbrochen an Grösse ab, und dabei geht auch die eigentliche Drüsensubstanz zu Grunde.

So weit sich unsere Erfahrung bis jetzt erstreckt, bekommt die Muskelsubstanz nur eine einzige Art von centrifugalen Nerven. Die soeben erwähnten Thatsachen lehren uns also, dass dieselben Nerven, welche die dissimilatorische Thätigkeit des Muskels hervorrufen, zu gleicher Zeit deren normale Beschaffenheit in irgend einer, uns bisher gänzlich unbekannten Weise unterhalten, und dieselbe Deutung wird wohl auch für die Erscheinungen derselben Art bei anderen Organen bis auf weiteres wenigstens gültig sein.

Auch die centripetalen Nerven üben auf ihre peripheren Endorgane einen derartigen nutritiven Einfluss aus, wie

daraus hervorzugehen scheint, dass z. B. die Geschmacksknospen in der Zunge nach Durchschneidung des N. glossopharyngeus degenerieren. Auch die oben erwähnten Strukturveränderungen des zweiten sensiblen Neurons nach Durchschneidung eines centripetalen Nerven gehören hierher.

Die Nervenzellen stellen also das nutritive oder trophische Centrum der von ihnen ausgehenden Nervenfasern sowie der von den letzteren versorgten centralen oder peripheren Endorgane (vgl. II, S. 2) dar.

Diese Erfahrungen lassen uns auch begreifen, wie sich z. B. nach einer Extremitätenamputation eine Atrophie in denjenigen Leitungsbahnen und Centren des Nervensystems allmählich ausbildet, welche dieser Extremität zugeordnet sind.

In Fällen, wo die betreffenden Veränderungen besonders weit fortgeschritten sind, hat man in der entsprechenden Hälfte des Rückenmarkes, nicht allein in der weissen Substanz, sondern auch in den Ganglienzellen des Vorderhorns und in den Rückenmarkswurzeln atrophische Veränderungen beobachtet. Bei jüngeren Individuen, deren Körper noch nicht vollständig ausgebildet sind, entwickeln sich diese Veränderungen schneller als bei älteren, erwachsenen.

Auf diese Thatsachen gestützt, hat Gudden eine experimentelle Methode ausgebildet, um die einem gewissen Organ zugehörigen Leitungsbahnen und Centren herauszufinden. Zu diesem Zwecke exstirpiert er an einem ganz jungen Tiere ein Organ, z. B. das eine Auge, lässt das Tier genügend lange am Leben und untersucht dann die Ausbreitung und Lokalisation der im centralen Nervensystem auftretenden Atrophie.

Zur theoretischen Deutung verschiedener Degenerationserscheinungen hat man vielfach geglaubt, besondere Nerven und Nervenzellen annehmen zu müssen, welche ausschliesslich die Aufgabe hätten, den normalen Ernährungszustand der Organe und Gewebe zu unterhalten. Man bezeichnete diese hypothetischen Nerven als trophische Nerven.

Die Frage von der Existenz solcher Nerven kann wohl noch nicht als ganz entschieden aufgefasst werden; die Resultate der hierhergehörigen experimentellen Untersuchungen sprechen indes ziemlich einstimmig dagegen.

Sehr lehrreich sind in dieser Hinsicht die Beobachtungen über die Entzündung der Hornhaut nach Durchschneidung des N. trigeminus und über die Lungenentzündung nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung.

Was erstere betrifft, so ist zu bemerken, dass die Hornhaut nach Durchschneidung des N. trigeminus empfindungslos wird; alle äusseren Schädlichkeiten, welche unter normalen Verhältnissen entweder durch reflektorische oder willkürliche, unter dem Einfluss der sensiblen Nerven ausgelöste Bewegungen der Augenlider entfernt werden, machen sich nun unbehindert geltend: die Entzündung ist also nicht die Folge des Ausfalles irgend eines trophischen Nerven, sondern stellt das Resultat der Empfindungslosigkeit der Hornhaut dar, was am besten dadurch nachgewiesen wird, dass die Entzündung ganz und gar ausbleibt, wenn z. B. das Ohr vor dem Auge zu dessen Schutz genäht wird (Snellen).

Auch die nach doppelseitiger Durchschneidung des Vagus am Halse auftretende Lungenentzündung (Vaguspneumonie) lässt sich ohne die Annahme von trophischen Nerven erklären. Wegen der Durchschneidung der Vagi wird der Oesophagus gelähmt, es bleiben die geschluckten Speisen in ihm stecken, sie werden daher äusserst leicht in die Lungen eingesogen und rufen dann die erwähnte Lungenentzündung hervor. Die

Richtigkeit dieser Deutung geht auch daraus hervor, dass Tiere mit einer Oesophagusfistel am Halse (vgl. I, S. 243) die doppelseitige Vagusdurchschneidung vertragen, ohne irgend welche Lungenentzündung zu bekommen (Pawlow). Durch die Fistel ist hier der Gefahr des Eindringens von Speiseresten in die Lungen vorgebeugt.

Andere Erscheinungen, welche als experimentelle Beweise für die Existenz von speziellen trophischen Nerven angeführt worden sind, stellen nur reine vasomotorische Wirkungen dar.

Endlich sind noch einige hierhergehörige klinische Erfahrungen zu erwähnen.

Bei verschiedenen Rückenmarkskrankheiten (Myelitis, Verletzung oder Kompression des Rückenmarkes u. s. w.) tritt als frühes Symptom ein akuter Decubitus auf. Hauptsächlich an solchen Stellen, an welchen sich der Körper anlehnt, also vor allem in der Kreuzbeinregion, rötet sich die Haut, es entstehen daselbst blasige, mit blutgefärbter Flüssigkeit gefüllte Abhebungen der Epidermis; diese platzen und hinterlassen einen blutig infiltrierten, missfarbigen Grund; dieser nekrotisiert, das Geschwür wird immer breiter und dringt immer mehr in die Tiefe u. s. w.

Es liegt ja sehr nahe, diese Ernährungsstörungen als die Folge von dem Wegfall irgend eines trophischen Einflusses zu deuten. Dagegen spricht aber zu einem gewissen Grade schon der Umstand, dass der Decubitus nur an solchen Stellen erscheint, welche einem dauernden Druck ausgesetzt sind, und noch stärker die Thatsache, dass es durch eine sorgfältige Pflege gelingt, diese Geschwüre, trotz der immer noch stattfindenden Myelitis, zu heilen. Der akute Decubitus tritt also nicht mit derselben Notwendigkeit ein, als die Degeneration des Muskels nach Durchschneidung des zugehörigen Nerven. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist er von einer durch die Krankheit bedingten herabgesetzten Vitalität der Haut u. s. w. bedingt, welche bewirkt, dass äussere Schädlichkeiten leichter als sonst einen deletären Einfluss ausüben und also den entzündungserregenden Bakterien Zutritt gewähren.

b. Die physiologischen Reize der Nervenzelle.

Unter normalen Verhältnissen werden die Nervenzellen auf folgende Weisen in Thätigkeit versetzt.

1. Durch äussere Reize, welche die peripheren Endorgane centripetaler Nerven treffen. Da die centripetalen Nerven immer, früher oder später in eine Nervenzelle einmünden, ist es selbstverständlich, dass diese bei jeder Reizung eines centripetalen Nerven ihrerseits erregt werden muss. Bei Reizung der centripetalen Rückenmarksnerven werden also die Zellen der Spinalganglien erregt; und dem entsprechend treten bei Reizung der peripheren Organe der höheren Sinnesnerven die mit diesen verbundenen Nervenzellen in Thätigkeit (vgl. z. B. die Netzhaut).

2. Durch die Einwirkung von anderen Nervenzellen. Diese Art der Reizung ist ausserordentlich gewöhnlich, denn hierher gehört ja jede Überführung der Reizung von einem Neuron zu einem anderen. Als Beispiele davon brauchen wir nur an die Art und Weise zu denken, in welcher die centripetalen Erregungen durch die längere oder kürzere Kette von Neuronen endlich bis zu den höchsten Nervencentren übertragen werden, oder wie die centrifugalen Nervenzellen in den Vorderhörnern von den Nervenzellen der Grosshirnrinde unter Vermittlung der Pyramidenbahn erregt werden.

Hierbei muss ich auf eine sehr bemerkenswerte Differenz zwischen Nervenzellen verschiedener Art aufmerksam machen. Gleichwie in peripheren Nerven treten auch im Rückenmark Aktionsströme auf, z. B. wenn es durch Reizung einer hinteren Wurzel

erregt wird. Bei Reizung einer vorderen Wurzel erscheint aber kein Aktionsstrom: d. h. die durch diese Reizung ausgelöste Erregung kann sich von der motorischen Nervenzelle nicht weiter in das Rückenmark verbreiten. Dagegen scheint die Erregung eines sekundären centripetalen Neurons auf den primären centripetalen Neuron übertragen zu werden. Dafür spricht unter anderem die Thatsache, dass man in den hinteren Wurzeln Aktionsströme nachweisen kann, wenn durch Strychninvergiftung eine starke Erregung des Rückenmarkes ausgelöst wird (Gotch und Horsley).

3. Einen wichtigen Fall von Reizübertragung von dem einen Neuron zu dem anderen stellt der Reflexvorgang dar. Derselbe war schon Descartes (1649) bekannt und wurde später durch die Arbeiten Proschaska's und Marshall Hall's wesentlich aufgeklärt. Als Reflex bezeichnen wir denjenigen Akt, wo ein centripetaler Nerv unter Mitwirkung des centralen Nervensystemes einen centrifugalen Nerv in Thätigkeit versetzt, ohne dass der Wille und das Bewusstsein dabei beteiligt sind.

Wie diese Übertragung der centripetalen Reizung auf die centrifugalen Nerven wahrscheinlich geschieht, haben wir schon bei der Darstellung vom Baue des centralen Nervensystems erörtert (vgl. II, S. 270 und Fig. 152).

4. Durch die Einwirkung des Blutes und der Gewebeflüssigkeit (die automatische Reizung). Zahlreiche Nervenzellen werden in einem grossen Umfange von dem Blute und der Gewebeflüssigkeit beeinflusst und durch diese in eine mehr oder minder verstärkte Thätigkeit versetzt. Im Blut und in der Gewebeflüssigkeit finden sich immer Zersetzungsprodukte und Produkte „innerer Sekretion“ (vgl. I, S. 342 folg.), welche die betreffende Reizung auslösen.

5. Durch die Einwirkung des Willens. Wenn wir durch unseren Willen eine Muskelbewegung hervorrufen wollen, so werden dabei gewisse Nervenzellen im Gehirn erregt: der Wille kann also in irgend einer Weise die Nervenzellen beeinflussen, oder richtiger ausgedrükt, bei denjenigen Vorgängen in unserem Gehirn, welche das Korrelat unserer bewussten Willensthätigkeit darstellen, werden gewisse Nervenzellen thätig. In welcher Weise dies stattfindet, darüber können wir nichts aussagen.

Man könnte sich vorstellen, dass auch diejenigen Bewegungen, welche unter dem Einfluss des Willens stattfinden, nichts anderes als eine Art von Reflexen darstellen, und in der That kann man sich ja vielfach durch Selbstbeobachtung davon überzeugen, dass eine sogen. willkürliche Bewegung durch die Einwirkung eines äusseren Reizes hervorgerufen wird, obwohl dieser Reiz zu gleicher Zeit eine bewusste Empfindung auslöst. Es ist aber, zur Zeit wenigstens, nicht möglich, die gesamte Willensthätigkeit aus diesem Gesichtspunkt zu deuten, und hier, wie in Bezug auf die Frage von dem Entstehen der bewussten Empfindungen muss die Physiologie auf eine Antwort verzichten.

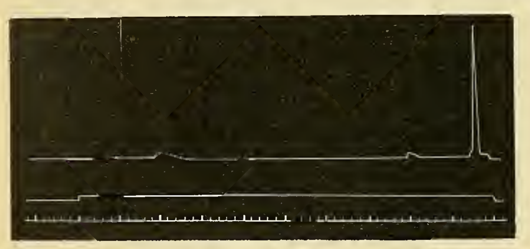
c. Die Reaktionsweise der Nervenzelle bei Reizung.

Bei direkter oder durch den Axencylinderfortsatz oder von anderen Neuronen ihr zugeführter Reizung zeigt die Nervenzelle verschiedene charakteristische Eigentümlichkeiten. Unter diesen steht in erster Linie ihre Fähig-

keit, eine einzelne Reizung in eine lange andauernde Wirkung umzusetzen.

Birge reizte das Froschrückenmark in der Weise, dass er eine sehr feine Nadel in dasselbe einstach und sogleich wieder herauszog, registrierte die dabei ausgelösten Muskelzuckungen und untersuchte nach Ende des Versuches das Rückenmark sehr genau, um den Ort des Stiches sicher festzustellen. Es ergab sich, dass die Reizung der weissen Substanz nur eine Einzelzuckung bewirkte; wurden dagegen Nervenzellen in den Vorderhörnern der grauen Substanz vom Reiz getroffen, so erschien immer ein wirklicher Tetanus: die einmalige Reizung war von den Nervenzellen in eine lange andauernde Wirkung umgewandelt.

Bei Reizung des Froschherzens hat man gefunden, dass nur dann die Wirkung eine anhaltendere ist, wenn solche Teile desselben, welche Nervenzellen enthalten, vom Reiz getroffen werden. Wird die Kammer durch einen Schnitt unterhalb der Atrioventrikulargrenze vom Vorhof isoliert, so bleibt sie ruhend. Wird sie z. B. mit einem einzigen Öffnungsinduktionsstrom gereizt, so macht sie nur eine Zuckung und geht darnach wieder in die Ruhe über. Dieser Teil des Froschherzens enthält keine Nervenzellen. Solche finden sich aber an der Grenze zwischen Vorhof und Kammer vor. Wenn man den Vorhof oberhalb der Grenze abtrennt, so bleibt das Präparat eine Zeit lang ruhend. Reizt man es nun an der Atrioventrikulargrenze, so dass die erwähnten Nervenzellen vom Reiz getroffen werden, so erscheint nach einem einmaligen Reiz eine ganze Reihe von Kontraktionen.



Figur 153. Reflexbewegung eines Froschschenkels bei elektrischer Reizung. Nach Stirling. Von links nach rechts zu lesen. Die Erhebung der mittleren Linie giebt die Dauer der Reizung an. Auf der unteren Linie sind Sekunden markiert.

Eine andere Eigentümlichkeit der Nervenzellen ist die, dass sie durch eine frequente Reizung besonders leicht erregt werden, wobei die Stärke der Reizung verhältnismässig schwach sein kann, was seinerseits bezeugt, dass die Nervenzellen in hohem Grade die Eigenschaft der Reizsummation besitzen.

So fanden Kronecker und Nicolaides bei Reizung des Gefässnervencentrums, dass einzelne Induktionsströme trotz sehr grosser Stärke nur eine schwache Wirkung ausübten, sowie, dass bei mässiger Reizstärke und grosser Frequenz (Optimum 20—30 Reize pro Sekunde) die Wirkung stärker war als bei grosser Reizstärke und geringer Frequenz.

Ganz dasselbe beobachtet man auch bei der reflektorischen Reizung, deren Ergebnis ja vor allem von der Thätigkeit der dabei beteiligten Nervenzellen abhängt. Bei einer und derselben Stromstärke rufen Öffnungsinduktionsströme um so schneller reflektorische Muskelzuckungen hervor, je grösser ihre Frequenz in der Zeiteinheit ist. Man könnte sich denken, dass dies davon bedingt sei, dass bei dem schnelleren Rhythmus innerhalb der kurzen Latenzdauer ebensoviel Reizungen stattfänden als bei dem langsamen Rhythmus mit der langen Latenzdauer. Dies ist aber keineswegs der Fall, denn es zeigt sich, dass sogar die absolute Zahl der Reizungen bis zum Ende der Latenzdauer bei der langsamen Reizungsfrequenz grösser ist als bei der schnellen. Bei einer genügend

grossen Frequenz ist die Latenzdauer innerhalb weiter Grenzen von der Stärke der Reizung unabhängig (Stirling).

In der auffälligsten Weise wird das Vermögen der Summation bei den Nervenzellen durch die von Sanders-Ezn bei chemischer und von Stirling bei elektrischer Reizung beobachteten vorläufigen Reflexe nachgewiesen; zuerst erscheinen (Fig. 153) einige kleine Zuckungen mit kurzer Latenzdauer, und plötzlich tritt dann nach einer langen Latenzdauer eine sehr starke Kontraktion hervor. Jetzt ist der Reflexmechanismus momentan erschöpft: das Präparat bleibt, trotz fortgesetzter Reizung, einige Sekunden in Ruhe oder macht nur schwache Zuckungen; dann erscheint aufs neue eine starke Kontraktion u. s. w. Dasselbe fand auch Lombard bei dauernder thermischer Reizung.

Diese und andere entsprechende Thatsachen lehren uns ferner, dass die Nervenzelle, wenn sie einmal durch die Summation dazu gebracht wurde, eine intensive Wirkung zu entfalten, durch dieselbe gewissermassen erschöpft wird und eine gewisse Zeit braucht, um sich wieder zu laden. Es ist selbstverständlich, dass die Ausdauer der Zelle bei der Reizung, je nach deren Stärke und Frequenz, sich verschieden gestalten muss, und wir können aus der alltäglichen Erfahrung bestimmt sagen, dass die Ausdauer der Nervenzellen bei der normalen Reizung viel grösser ist als die, welche bei unseren verhältnismässig groben Reizungsversuchen erscheint.

Endlich lehrt uns die künstliche Reizung der Nervenzellen noch, dass diese die Fähigkeit haben, die zugeführte Reizung in einen für sie charakteristischen Rhythmus umzuwandeln.

Bei Reizung des Rückenmarkes (Kaninchen) mit Induktionsströmen in einem Rhythmus von 43 in 1 Sekunde erhielten Kronecker und S. Hall Muskelkontraktionen, welche eine Reizungsfrequenz von etwa 20 pro Sekunde zeigten, während die bei Reizung des peripheren Nerven im Rhythmus von 43 Schlägen pro Sekunde erhaltenen Kontraktionen ganz dieselbe Reizungsfrequenz hatten.

d. Die Abhängigkeit der Nervenzelle von der Blutzufuhr.

Die Thätigkeit der Nervenzellen im Körper ist eine sehr intensive, und dieselben haben auch eine ziemlich reichliche Blutzufuhr nötig, ja die grossen Nervenzellen des Vagus und des Trigeminus bei Lophius piscatorius haben zu ihrer Ernährung eigene kleine Kapillarschlingen, welche in sie hineindringen (Fritsch).

Wenn die Blutzufuhr nach dem Gehirn durch doppelseitige Kompression der Carotiden erheblich herabgesetzt wird, so tritt, in vielen Fällen wenigstens, fast sogleich Bewusstlosigkeit ein, weil die Nervenzellen dabei leistungsunfähig werden.

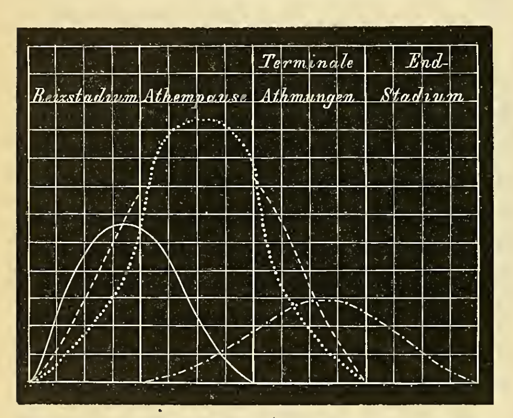
Dass auch die Nervenzellen im Rückenmark sehr bald bei Blutmangel leiden, lehrt uns der sogen. Stenson'sche Versuch: nach Verschluss der Bauchaorta werden die hinteren Extremitäten binnen kurzem gelähmt, was nicht von dem Blutmangel in ihnen, sondern von dem im Rückenmark bedingt ist.

Fredericq hat die hierbei hervortretenden Erscheinungen näher untersucht und hat dabei folgendes gefunden (Hund). Etwa 15—20 Sekunden nach Beginn der Absperrung fängt eine bald vorübergehende motorische Excitation an, und schon nach

30—40 Sekunden ist die motorische Lähmung vollständig; zu dieser Zeit ist die Sensibilität des Hinterkörpers ganz intakt: nach $1^1/_2$ Minuten stellt sich sogar eine Hyperästhesie ein, und die Sensibilität ist erst nach 3 Minuten vollständig. Wenn jetzt der Verschluss der Aorta gelüftet wird, so stellt sich die Sensibilität nach 5—10 Minuten wieder ein, die Motilität kommt etwas später zurück.

Wenn der Verschluss zu lange andauert, so tritt keine Retablierung mehr ein.

Aus diesen Erscheinungen geht die sehr bemerkenswerte Thatsache hervor, dass verschiedene Nervenzellen hinsichtlich ihrer Widerstandskraft bei Anämie eine sehr grosse Verschiedenheit darbieten. Dies wird auch durch anderweitige Erfahrungen bestätigt, welche bezeugen, dass die Ausdauer verschiedener Nervenzellen im centralen Nervensystem bei der akuten Erstickung eine sehr verschiedene ist. Die hierbei auftretenden Erscheinungen lassen sich durch das Schema (Fig. 154) versinnlichen. Dasselbe stellt nach Landergren die relative Erregbarkeit und Ausdauer folgender Centren bei den verschiedenen Phasen der Erstickung dar: das bulbäre Gefässcentrum, das Centrum des Herzvagus, das Atmungscentrum und das spinale Gefässcentrum (vgl. I, S. 315). Das bulbäre Gefässcentrum tritt zuerst in gesteigerte Thätigkeit und hat die geringste Ausdauer. Als dieses Centrum beginnt, seine Thätigkeit einzustellen, hat das Centrum des Herzvagus das Maximum seiner Erregung. Der Erregungsverlauf des Atmungscentrum kann wegen der eingeschalteten Atempause nicht vollständig dargestellt werden, scheint aber wesentlich mit dem des Herzvaguscentrums übereinzustimmen. Die spinalen Gefässcentren werden erst spät erregt, sind aber noch zu einer Zeit thätig, wo die übrigen Centren schon ihre Wirksamkeit eingestellt haben.



Figur 154. Die relative Ausdauer einiger Centren bei der Erstickung. Schema nach Landergren. ——— Das bulbäre Gefässcentrum. ·········· Das Centrum des Herzvagus. ------- Das Atmungscentrum. —·—·—· Die spinalen Gefässcentren.

e. Morphologische Veränderungen bei der Nervenzelle. Neubildung und Regeneration.

In den letzten Jahren ist es, dank den grossen Fortschritten der histologischen Technik, gelungen, mit gutem Erfolg die Struktur der Nervenzellen näher zu studieren, und man hat sogar gewisse Verschiedenheiten in Bezug auf das mikroskopische Bild der ruhenden und der arbeitenden bezw. ermüdeten Nervenzelle auffinden können. Da indes die Studien über die morphologischen Veränderungen bei der Thätigkeit der Nervenzellen

noch lange nicht so weit fortgeschritten sind, dass sie eine bestimmte physiologische Deutung gestatten, können wir dieselben hier nicht erörtern.

Von verschiedenen Seiten hat man nachweisen wollen, dass die Nervenzellen oder wenigstens ihre Dendriten amöboïder Bewegungen fähig seien, und man hat auf solche Annahmen weitgehende physiologische und psychologische Hypothesen gebaut. Dem ist aber von anderen Seiten mit allem Recht ernstlich widersprochen worden.

An diese Frage lehnt sich eine andere von sehr grosser principieller Bedeutung, nämlich, unter welchen Umständen während des extrauterinen Lebens eine Neubildung von Nervenzellen stattfinden kann. Durch Zählungen der Nervenzellen im Rückenmark und der Nervenfasern in den Rückenmarkswurzeln bei verschieden grossen Fröschen konnte sich Birge davon überzeugen, dass alle beide sich während des Lebens bilden oder ausbilden, indem eine nicht zu verkennende Proportionalität zwischen dem Körpergewicht und der Zahl der Nervenzellen stattfindet. Ein Frosch von $1^1/_2$ g Körpergewicht hatte 5984 Nervenfasern, einer von $9^1/_2$ g 6481, einer von 23 g 7048 u. s. w. bis auf einen Frosch von 111 g mit 11468 Nervenfasern. Im Mittel kommen pro 1 g Zunahme des Körpergewichtes nach den Ermittlungen Birge's 52 Nervenfasern.

Wie lange nach der Geburt eine solche Neubildung von Nervenzellen stattfindet, darüber können wir nichts sagen; bei entzündlichen Prozessen im Gehirn hat man allerdings in der Umgebung der Nervenzellen Kernteilungsfiguren gesehen, diese Thatsache lehrt uns aber nichts in Bezug auf eine normale Vermehrung von Nervenzellen bei dem erwachsenen Menschen.

Ob sich die Nervenzellen nach ausgebreiteten Zerstörungen von Nervengebieten regenerieren, ist eine Frage, die von den meisten Autoren verneint wird. (Dass die peripheren Nervenfasern sich regenerieren, wenn nur die zugehörige Nervenzelle unversehrt ist, ist dagegen sehr leicht zu konstatieren.) Wir besitzen jedoch in der hierhergehörigen Litteratur zwei Beobachtungen, laut welchen eine solche Regeneration stattfinden sollte. Die eine (von Voit) bezieht sich auf die Regeneration der beiden Grosshirnhemisphären bei einer Taube, die andere (von Vizou) betrifft die Regeneration der Occipitalloben bei einem Affen. Diese Resultate sind natürlich sehr wichtig und fordern kräftig zu Nachprüfungen auf.

§ 5. Die Reflexvorgänge.

a. Die Segmentierung im centralen Nervensystem.

Die Anatomie der niederen Wirbeltiere (Petromyzon, Axolotl) zeigt uns, dass die Rückenmarkswurzeln in gewissen Abschnitten des Rückenmarkes wenigstens in einen beschränkten Raum eintreten, um im Rückenmark selbst pinselförmig auseinander zu fahren. Es liegt also hier eine deutliche Segmentierung des Rückenmarkes vor.

Auch bei den höheren Wirbeltieren kann das Rückenmark gewissermassen als eine Reihe in der mannigfachsten Weise unter einander verbundener Segmente aufgefasst werden. Jedes solche Segment besteht aus einem Paar Nervenwurzeln mit dem zugehörigen Stück des Rückenmarkes und stellt an und für sich ein einfachstes Centralorgan dar.

Die anatomische Untersuchung des Rückenmarkes hat ferner ergeben, dass die hintere Wurzel mit den centrifugalen Nervenzellen derselben Seite in näherer Verbindung als mit denjenigen auf der entgegengesetzten Seite steht.

Wenn wir aus dem anatomischen Bau des Nervensystems physiologische Schlussfolgerungen ziehen dürfen, so könnten wir in erster Linie voraussetzen, dass die einzelnen Rückenmarkssegmente für sich Reflexe vermitteln. Dies wird auch aus Erfahrungen am Frosch vollkommen bestätigt. Ferner könnte man erwarten, dass im allgemeinen Reflexe leichter auf der Seite der Reizung als auf der entgegengesetzten Seite erscheinen sollten. Auch diese Voraussetzung ist experimentell geprüft und richtig befunden worden. Bei Reizung der einen, sagen wir der rechten Hinterpfote des Frosches mit elektrischen Strömen, erhält man bei der geringsten, noch wirksamen Stromstärke eine Kontraktion vom gleichseitigen (rechten) Hinterbein; bei stärkerer Reizung kontrahiert sich auch das linke Hinterbein, und findet sich ein Unterschied in der Kontraktionsgrösse der beiden Beine, so ist die Kontraktion des gleichseitigen Beines die stärkere (Pflüger).

b. Allgemeines über Reflexe.

Obgleich die Reflexe, wie schon bemerkt, sich auf ein sehr grosses Gebiet verbreiten können, so haben sie jedoch im allgemeinen eine weniger grosse Verbreitung, indem bei Reizung eines bestimmten centripetalen Nerven bestimmte centrifugale Nerven in Thätigkeit treten, wodurch die sogen. geordneten Reflexe entstehen. So ruft die Reizung der Geschmacksnerven reflektorisch Speichelabsonderung und auch Absonderung von Magensaft hervor; die centripetalen Nerven der Lungen beeinflussen reflektorisch die Atemmuskeln; die centripetalen Herznerven wirken reflektorisch sowohl auf die centrifugalen Herznerven als auf die Gefässnerven; die Wärme- und Kältenerven bewirken reflektorisch Veränderungen in Bezug auf die Schweissabsonderung und die Blutzufuhr nach der Haut.

Aus diesen Beispielen, die nur eine geringe Anzahl derartiger Reflexvorgänge darstellen, geht eine allgemeine Regel hervor: die Reflexe dienen dazu, um in geeigneter Weise die Verrichtungen in den verschiedenen Teilen des Körpers zu regulieren.

Dass diese vollständig maschinenmässige Regulation dem Körper ausserordentlich nützlich ist, lässt sich leicht fassen, wenn wir uns nur daran erinnern, welche Bedeutung die als Beispiele hier angeführten Reflexe haben und wie ohne dieselben grosse Störungen in Bezug auf die Zusammenwirkung der Organe auftreten würden. Und wie wichtig ist es daher nicht auch, dass diese Regulation unabhängig von unserem Bewusstsein und Willen stattfindet. Erst durch zahlreiche und mühsame Untersuchungen ist es gelungen, über die Reflexe eine allgemeine Übersicht zu erhalten, die aber der Forschung noch ein grosses Feld offen lässt. Wenn nun alle diese regulatorischen Verrichtungen unter Mitwirkung unseres bewussten Willens ausgeführt werden müssten, wie könnten wir dieselben lernen, und wie sollte, bis wir so weit gekommen sind, die betreffende Regulierung stattfinden!

Die bisher besprochenen, regulierenden, ganz bestimmten Zwecken dienenden Reflexe sind von einer angeborenen Organisation unseres centralen Nervensystemes verursacht: unter den zahlreichen centrifugalen Nerven, die von einem bestimmten centripetalen Nerven beeinflusst werden können, finden sich einige, zu welchen

die Reizung leichter als zu anderen übergeführt wird. Es liegt nahe anzunehmen, dass diese Verbindungen auch vom anatomischen Gesichtspunkte aus die einfacheren sind, dass möglicherweise die Verbindungsbahn kürzer als bei anderen Reflexen ist, oder etwas desgleichen.

Im Verlauf des Lebens werden in grosser Menge neue Reflexe ausgebildet, welche sich wesentlich, wenn auch nicht allein, auf solche Verrichtungen unseres Körpers beziehen, die von unserem Bewusstsein und Willen beinflusst werden. Z. B. das Stehen und das Gehen. Das kleine Kind hat zahlreiche Schwierigkeiten zu überwinden, bis es stehen und gehen kann. Während der ganzen Zeit des Lernens ist es gezwungen, die Haltung des Körpers auf das genaueste zu kontrollieren, bis es ihm endlich gelungen ist, diejenigen Kombinationen von verschiedenen Muskeln auszubilden, die für die aufrechte Stellung und für das Gehen notwendig sind. Wenn es aber so weit gekommen ist, braucht das Kind nicht mehr daran zu denken, wie es stehen oder gehen soll, auf den Entschluss folgt unmittelbar die Ausführung. Indes erfordern alle beide Akte der Muskelthätigkeit, wie schon oben (Kap. XVIII) bemerkt ist, eine ununterbrochene Kontrolle. Diese Kontrolle dringt aber gar nicht oder äusserst schwach zum Bewusstsein: das Stehen und das Gehen, welche ursprünglich in sehr naher Abhängigkeit von unserem Bewusstsein und Willen standen, sind nunmehr wesentlich Reflexe geworden, die nur durch bewusste Willensthätigkeit eingeleitet werden.

Wenn man beim Gehen über einen Stein stolpert, so kann man in den bei weitem zahlreichsten Fällen durch eine äusserst zweckmässige Bewegung den Körper vor dem Umfallen schützen. Die hierbei ausgeführten Bewegungen sind reine Reflexe, wie zur vollen Evidenz daraus hervorgeht, dass man die Gefahr appercipiert, erst nachdem sie vorüber ist. Wenn die betreffenden Bewegungen unter dem Einfluss des Willens ausgeführt werden sollten, so würde der Körper mehr als genügend Zeit haben, umzufallen, bevor man die zur Verhütung des Unglücks nötigen Bewegungen ausgewählt hätte.

Wir können also sagen, dass die Reflexe noch dazu dienen, den Körper gegen verschiedene äussere Schädlichkeiten zu schützen.

Auch von dem Gesichtspunkte der Erziehung aus sind die Reflexe bedeutungsvoll. Eine gute Körperhaltung ist z. B. nichts anderes als das Resultat einer Menge ursprünglich unter dem Einfluss des Willens eingeübter Muskelwirkungen, welche endlich immer vollständiger den Charakter von Reflexen angenommen haben. Zu den Reflexen gehört auch wesentlich die Art und Weise, wie sich ein gut erzogener Mensch im Umgange mit anderen Menschen aufführt. Wenn auch hierbei vieles ganz konventionell ist, so muss dieses doch eingeübt und gelernt werden, bis es endlich vielfach ganz reflektorisch stattfindet.

c. Die Hemmung von Reflexen.

Wenn es also einerseits wichtig ist, dass gewisse Bewegungen in unserem Nervensystem so eingeprägt werden, dass sie mehr oder weniger reflektorisch ausgelöst werden, so ist es auf der anderen Seite auch von Bedeutung, eine Menge anderer Bewegungen zu unterdrücken, die hässlich oder sonst unzweckmässig sind. Unter diesen Bewegungen finden sich zahlreiche reine Reflexe — angeborene oder Resultate einer schlechten

Gewohnheit. Hierher gehören z. B. Weinen und Schreien beim Schmerz. Man kann es lernen, diesen Reflex zu unterdrücken, wie man auch das Kind lehren kann, nicht zu weinen, wenn nicht alles nach seinem Willen geht. Eine Menge von Gesichtsausdrücken und Geberden sind hierher zu führen: auch diese können durch Übung unterdrückt werden (vgl. z. B. die alte Geschichte von Demosthenes).

Die Erklärung, wie die Reflexe unterdrückt werden können, liegt in folgenden Umständen. Wenn man die Reflexe bei einem Tier untersucht, dem das Grosshirn exstirpiert worden ist, so findet man, dass sie nun in einer grösseren Mannigfachheit, viel regelmässiger und beträchtlich leichter erscheinen als sonst. Das Grosshirn hat also das Vermögen, Reflexe zu unterdrücken, die von den niederen Teilen des centralen Nervensystems, wenn sie allein thätig sind, mit der grössten Leichtigkeit ausgelöst werden. Wenn es also gilt, durch die Erziehung unzweckmässige Reflexe zu vertilgen, geschieht dies unter der Mitwirkung des Grosshirns, und wir können uns die Sache so vorstellen, dass Reflexbahnen, welche ursprünglich stark entwickelt waren oder unter dem Einfluss der Gewohnheit stark entwickelt wurden, durch den Einfluss des Grosshirns in irgend welcher Weise beschränkt werden, ganz wie das Grosshirn im allgemeinen die Reflexe zu beschränken vermag. Und sogar solche Reflexe, auf welche der Wille kaum einen direkten Einfluss ausübt, können durch die Erziehung und die Gewohnheit gehemmt werden. Dies ist z. B. mit dem Weinen der Fall. Die Thränen werden aus den Thränendrüsen abgesondert, und die Thränenabsonderung steht ebenso wenig wie die anderen Absonderungen des Körpers unter dem direkten Einfluss unseres Willens, sondern wird, wie die Speichelabsonderung, reflektorisch, oft infolge einer Gemütsbewegung hervorgerufen. Durch eine kräftige Willensanstrengung kann aber dieser Reflex unterdrückt werden.

Es wäre jedoch ganz unrichtig, wenn wir uns vorstellten, dass die Reflexhemmung nur durch das Grosshirn ausgeübt werde. Auch an grosshirnlosen Tieren, bei welchen die Reflexerregbarkeit in einem so hohen Grade gesteigert ist, gelingt es unschwer, eine Reflexhemmung nachzuweisen. Auf Versuche mit chemischer Hautreizung am Frosch gestützt, lehrte Setschenow, dass im Bereich der Sehhügel, der Vierhügel und des vorderen Abschnittes des Kopfmarkes besondere Hemmungscentren vorhanden wären, durch deren Einfluss das Zustandekommen von Reflexen im Rückenmark verzögert wird. Sie können durch direkte Einwirkungen sowie durch Reizung centripetaler Nerven erregt werden und sind während des Lebens fortdauernd thätig. Dagegen finden sich im Froschhirn keine hemmenden Mechanismen für Reflexe durch taktile Reize vor.

Dem gegenüber wies Goltz nach, dass reflektorische Vorgänge, hervorgebracht durch allerlei taktile Reize, wie Berührung, Streicheln u. s. w., unter gewissen Umständen ganz unterdrückt werden konnten, und er stellte als allgemeine Regel den Satz auf, dass ein Centrum, welches einen bestimmten Reflexakt vermittelt, an seiner Erregbarkeit einbüsst, wenn es gleichzeitig von irgend welchen anderen Nervenbahnen aus, die an jenem Reflexakt nicht beteiligt sind, in Erregung versetzt wird.

Als Beispiele einer solchen Hemmung seien nach Goltz die folgenden hier angeführt. An einem grosshirnlosen Frosch löst leise Berührung der Rückenhaut unfehlbar das Quaken aus. Dieser Reflex wird mit Sicherheit unterdrückt, wenn beliebige sensible Nerven gleichzeitig intensiv gereizt werden. — Nach leichter mechanischer Reizung der Eingeweide wird das Herz auf reflektorischem Wege zum Stillstand gebracht (Klopfversuch). Der sonst regelmässige Erfolg dieses Versuches bleibt aus, wenn gleichzeitig ein sensibler Nerv der Gliedmassen intensiv gereizt wird. — Wird die Brusthaut eines

geköpften brünstigen Männchens (Frosch) mit dem Finger gerieben, so wird der Finger kräftig umklammert. Der sonst nie versagende Erfolg tritt häufig nicht ein, wenn man gleichzeitig die Haut des Tieres mit Essigsäure pinselt.

Beispiele von Hemmungsvorgängen im centralen Nervensystem bieten ferner Heidenhain's und Bubnoff's Erfahrungen an morphinisierten Hunden dar. Bei Reizung gewisser Stellen der Grosshirnrinde werden Muskelkontraktionen ausgelöst, worüber näheres in Kapitel XXIV. Diese Kontraktionen haben bei morphinisierten Hunden einen sehr lang ausgezogenen Verlauf und verschwinden erst allmählich nach Ende der Reizung. Wenn man während der Dauer dieser Nachwirkung die Haut leise streicht oder irgend eine andere sensible Reizung ausführt, so erschlafft der kontrahierte Muskel. Dasselbe ist ferner auch bei einer schwachen oder sehr flüchtigen Reizung der genannten Stelle der Grosshirnrinde der Fall. Die Reizung des motorischen Rindenfeldes der Grosshirnrinde ruft also, wenn dieses oder richtiger die motorischen Nervenzellen des Rückenmarkes in Thätigkeit sind, unter geeigneten Umständen eine Hemmung dieser Thätigkeit hervor. Auch anderweitige Erfahrungen, welche jedoch hier nicht erörtert werden können, gehen in derselben Richtung.

Wir können also den thatsächlichen Bestand unserer hierher gehörigen Kenntnisse vorläufig in folgender Weise zusammenfassen. Durch Reizung verschiedener Stellen des Hirnstammes und des Grosshirns, sowie bei Reizung centripetaler Nervenfasern im allgemeinen, können die Reflexvorgänge unter Umständen mehr oder weniger verzögert oder aufgehoben werden.

Dies sind Thatsachen. Ob sie unter Annahme von besonderen hemmenden Centren oder in der von Goltz angedeuteten Weise theoretisch zu erklären sind, muss noch als eine offene Frage betrachtet werden. Es erscheint indessen wenigstens sehr schwierig, sämtliche Reflexhemmungen aus der Annahme hemmender Centren zu erklären, denn man müsste dann, wie Goltz bemerkt hat, eine wahrhaft erdrückende Menge von Hemmungscentren annehmen.

d. Verstärkung von Reflexen.

Das Resultat zweier, im centralen Nervensystem sich durchkreuzender centripetaler Erregungen ist aber nicht immer eine Hemmung, es kann auch eine verstärkte Erregung daraus resultieren. Eine an und für sich subminimale Reizung des motorischen Rindenfeldes (Kaninchen) wird wirksam, wenn eine an sich ebenfalls unwirksame reflektorische Reizung gleichzeitig stattfindet. Diese Verstärkung der Wirkung einer Reizung durch die Reizung einer anderen Nervenbahn findet auch dann statt, wenn nach Entfernung der grauen Rindensubstanz das Centrum semiovale gereizt wird; auch brauchen die Reizungen der beiden Bahnen nicht gleichzeitig zu sein, denn die betreffende Erscheinung tritt auch in dem Fall hervor, wenn die zweite Reizung einige zehntel Sekunden nach Ende der ersteren stattfindet.

Exner, dem wir die Feststellung dieser Erscheinung verdanken, nennt sie Bahnung und schreibt derselben eine sehr grosse Bedeutung bei den Verrichtungen des centralen Nervensystemes zu.

Als eine spezielle Form der Bahnung betrachtet Exner den Fall, wenn zwei Nervenkerne durch Verbindungsfasern so physiologisch verknüpft sind, dass die Erregung des

einen immer oder in der Regel synchron mit der des anderen statthat, wie z. B. bei den beiderseitigen Atmungscentren. Wenn diese durch die Kommissurenfasern miteinander in Verbindung stehen, so bewirkt die steigende Ladung des einen eine solche Veränderung im anderen, dass es zur Entladung geeigneter wird.

Wie die Erziehung zum Unterdrücken hässlicher oder unzweckmässiger Reflexe beiträgt, so strebt sie auf der anderen Seite vielfach danach, schöne, zweckmässige Reflexe auszubilden, und hierbei spielen die als Bahnung zusammengefassten Vorgänge unzweifelhaft eine wesentliche Rolle.

Zu derselben Gruppe von Erscheinungen gehören auch die oben dargestellten Beobachtungen von PAWLOW über die Bedingungen für das Hervortreten der durch den Vagus vermittelten reflektorischen Sekretion des Magensaftes (I, S. 242).

Als weitere Beispiele der gegenseitigen Einwirkung zweier reflektorischen Reizungen aufeinander seien noch die Erfahrungen von SANDERS-EZN am grosshirnlosen Frosch erwähnt. Wenn das Tier auf dem Bauch liegt, ruft die Reizung der äusseren Seite des Knies Flexion in allen Gelenken dieser Seite, Extension in denjenigen der entgegengesetzten hervor. Wird das Tier in der Luft aufgehängt, so erscheint bei derselben Reizung nur Flexion der gereizten Seite. Ein auf dem Bauch liegender Frosch macht bei Reizung der Zehenspitzen eine kräftige Biegung des Beines, die sodann, wenn auch selten, in Extension übergeht. In der Rückenlage tritt bei Reizung der Zehenspitze eine Extension des gekreuzten Beines leichter als bei der Bauchlage hervor u. s. w.

e. Reflexe bei verschiedenen Reizen.

Auch die Art der Reizung übt auf das Erscheinen der Reflexe einen sehr bedeutungsvollen Einfluss aus. Im allgemeinen wird ein Reflex leichter durch Reizung der peripheren Endapparate als durch direkte Reizung des entsprechenden centripetalen Nerven erzielt (M. HALL). Die Ursache dieser Erscheinung liegt wohl vor allem darin, dass die peripheren Endorgane dafür abgepasst sind, eine Reizung aufzunehmen, und dass also ein Reiz bestimmter Stärke kräftiger auf die erregbareren Endorgane als auf den weniger erregbaren Nervenstamm wirkt. Endlich ist es auch nicht unmöglich, dass die peripheren Organe der sensiblen Nerven durch die ihnen zugeführte Reizung in eine länger andauernde Thätigkeit versetzt werden können.

Die Erfahrungen, welche man hinsichtlich der verschiedenen Einwirkung von mechanischen, chemischen, thermischen und elektrischen Reizungen gewonnen hat, müssen wir hier wegen Mangel an Raum übergeben.

§ 6. Die automatische Reizung.

Die Bedeutung der automatischen Reizung des centralen Nervensystemes (und der peripheren Organe) ist zur Zeit unmöglich exakt darzustellen. Die Leichtigkeit, mit welcher der Einfluss der reflektorischen Erscheinungen festgestellt werden kann, ist auch die Veranlassung gewesen, dass das Studium der automatischen Reizung etwas vernachlässigt worden ist.

Die durchgreifende Bedeutung der automatischen Reizung lässt sich aber unschwer nachweisen. Wenn man versucht, den Atem zu halten, so kann man $^1/_2$ Minute, 1 Minute, vielleicht auch mehrere Minuten lang damit aushalten. Trotz der kräftigsten Willensanstrengung ist es aber nicht möglich,

mit der Atmung vollständig aufzuhören, denn der Trieb dazu wird allmählich so stark, dass er den kräftigsten Willen überwindet. Diese starke Erregung des Atemcentrums findet durch die nun im Blut und in der Gewebsflüssigkeit in reichlicher Menge gesammelten Zersetzungsprodukte statt. — Wie wir gesehen haben, wird die Atemgrösse durch Muskelarbeit gesteigert. Diese Steigerung wird wesentlich durch die direkte Reizung des Atemcentrums, durch die dabei gebildeten Zersetzungsprodukte hervorgerufen, wenn auch möglicherweise die Reizung centripetaler Nervenfasern hierbei einen gewissen Einfluss ausüben kann (vgl. II, S. 45).

Auch die bei der Erstickung auftretenden Erscheinungen im Kreislaufapparate und bei den Skelettmuskeln zeigen, wie zahlreiche andere Centren im Gehirn und Rückenmark durch die im Überschuss vorhandenen Zersetzungsprodukte in vermehrte Thätigkeit versetzt werden.

Diese Beispiele genügen für den Nachweis, dass in der That die automatische Reizung unter Umständen wenigstens für die Thätigkeit des centralen Nervensystemes eine sehr grosse Bedeutung hat. Da wir nun ferner gute Gründe für die Annahme haben, dass die normale Erregung des Atemcentrums durch die Stoffwechselprodukte stattfindet, wenn auch dessen Thätigkeit durch Reflexe vielfach geregelt wird, so ist es nicht gerade unmöglich, dass auch bei anderen nervösen Centren die automatische Reizung eine nicht unwesentliche Rolle spielen kann.

§ 7. Der Tonus.

Als Tonus bezeichnen wir im allgemeinen den bei zahlreichen Organen vorkommenden Zustand einer stetigen Erregung, welche ihrer Intensität nach jedoch vielfach schwanken kann. Die neueren Ermittlungen über die sogen. innere Sekretion (vgl. I, S. 342 folg.) haben ergeben, dass der Tonus vielfach von einer direkten Reizung bedingt ist, welche durch gewisse im Körper gebildete Substanzen auf periphere Organe oder periphere Nervenzellen ausgeübt wird.

Ein sehr interessantes Beispiel des vom centralen Nervensystem unabhängigen Tonus liefern uns die Erfahrungen von Goltz und Ewald, durch welche es erwiesen ist, dass ein Hund nach Exstirpation des grössten Teiles des Rückenmarkes allmählich seinen Gefässtonus wieder gewinnt (vgl. näher unten § 8).

Die Bedeutung der direkten peripheren Reizung für den Tonus verschiedener Organe lässt sich indessen zur Zeit nicht gehörig würdigen, denn die hierhergehörigen Untersuchungen sind noch zu wenig umfassend. Ausserdem befinden sich aber viele Organe unter Vermittlung ihrer centrifugalen Nerven in einer tonischen Erregung, welche ihrerseits zeigt, dass die ihnen entsprechenden Centren im Gehirn und Rückenmark selbst tonisch erregt sind. Zu diesen tonisch erregten Centren gehören vor allem das Centrum des Herzvagus und die Centren der gefässverengenden Nerven.

Da wir wissen, wie alle beide sowohl bei der Erstickung als durch Reflexe von centripetalen Nerven aus erregt werden können, so sind wir wohl

genötigt anzunehmen, dass der Tonus dieser Centren gemischten Ursprunges ist. Ob die automatische oder die reflektorische Reizung dabei die bedeutungsvollere ist, lässt sich vorläufig nicht entscheiden.

Auch die quergestreiften Muskeln und ganz besonders die Sphinkteren (Sph. ani und Sph. vesicae) sind im allgemeinen tonisch erregt.

Man hat den Sphinkterentonus verneint, weil der Inhalt des Rectums und der Blase nach dem Tode nicht ausfliesst und sogar, bevor die Leichenstarre erscheint, einem starken Druck ausgesetzt werden kann, ohne auszufliessen. Indessen hat Heidenhain gezeigt, dass der Sphincter der Blase während des Lebens, selbst bei tiefer Narkose, einen stärkeren inneren Druck aushält als nach dem Tode.

Es ist mit nicht wenigen Schwierigkeiten verbunden gewesen, den Tonus der quergestreiften Muskeln nachzuweisen. Die bei Amputationen gemachte Erfahrung, dass bei der Durchschneidung der Muskeln die Stümpfe auseinander gehen, so dass eine klaffende Wunde entsteht, hat für die Tonusfrage keine Bedeutung: diese Erscheinung ist nämlich vom Tonus gar nicht abhängig und ganz einfach davon bedingt, dass die Entfernung zwischen Ansatz- und Festpunkte eines Extremitätenmuskels am Skelett grösser ist, als die natürliche Länge des unbelasteten Muskels; infolgedessen ist der vollkommen ruhende Muskel immer etwas gespannt und muss, wenn er durchschnitten wird, klaffen.

Dass die Skelettmuskeln jedoch in der Regel tonisch erregt sind, geht u. a. aus folgenden Erfahrungen hervor.

Wenn man an einem enthaupteten und vertikal herabhängenden Frosch den einen z. B. rechten N. ischiadicus durchschneidet, so hängt das entsprechende Bein schlaffer herab als das andere. Dieser Unterschied kann nur davon bedingt sein, dass das linke Bein noch unter dem Einfluss des centralen Nervensystems steht (Brondgeest).

Der betreffende Tonus scheint reflektorischen Ursprunges zu sein; wenn man nämlich bei einem Frosch die hinteren centripetalen Rückenmarkswurzeln durchschneidet, so verlängert sich der gleichseitige Gastrocnemius etwas (Cyon und Steinmann).

Da wir nun aus den S. 286 mitgeteilten Versuchen von Sanders-Ezn wissen, dass die durch eine bestimmte Reizung hervorgerufene reflektorische Wirkung von der augenblicklichen Lage des Körpers wesentlich bedingt ist, so ist es eine natürliche Folgerung, *dass der Tonus sich nicht auf alle Muskeln in derselben Stärke erstreckt*, sondern je nach den Umständen bei dem einen oder anderen Muskel stärker ist. Dadurch erklärt es sich auch, dass sich ein beliebiger Muskel nicht immer verlängert, wenn sein Nerv durchschnitten wird.

Übrigens dürfte der Muskeltonus zu einem gewissen Grade peripheren Ursprunges sein. Ich ziehe diese Schlussfolgerung aus den schon oben (I, S. 389) angeführten Versuchen Meade-Smith's, nach welchen im ruhenden Säugetiermuskel Wärme gebildet wird, auch wenn der Zusammenhang des Muskels mit dem centralen Nervensystem durch Abbindung des betreffenden Nerven aufgehoben ist.

§ 8. Die centralen Leistungen der peripheren Nervenzellen.

Bei der Darstellung der Innervation des Herzens, der Verdauungsorgane, der Ureteren u. s. w. haben wir nur ganz oberflächlich die Frage gestreift, *inwiefern die in der Wand dieser Organe eingelagerten Nervenzellen hierbei irgend-*

welche Bedeutung haben. Während sich einige Autoren vorstellen, dass die bei den genannten Organen — auch wenn sie vom centralen Nervensystem ganz isoliert sind — auftretenden rhythmischen Kontraktionen wesentlich unter dem Einfluss dieser Nervenzellen ausgelöst werden, stellen andere jede Beteiligung der Ganglienzellen entschieden in Abrede und schreiben der Muskelsubstanz selbst die automatische Eigenschaft zu, d. h. die Eigenschaft, unter dem Einfluss der bei dem normalen Stoffwechsel im Körper gebildeten Produkte, bezw. von normal stattfindenden Druckschwankungen erregt zu werden. Eine bestimmte Entscheidung in der einen oder anderen Richtung wäre natürlich für die Physiologie sehr wertvoll, lässt sich aber an der Hand des zur Zeit vorliegenden Beobachtungsmaterials kaum gewinnen. Eine nähere Erörterung dieser Frage würde zu viel Raum beanspruchen, und ich bin daher genötigt, auf eine solche hier zu verzichten.

Wir werden deshalb unsere Betrachtungen auf diejenigen ausserhalb des centralen Nervensystems befindlichen Nervenzellen beschränken, die nicht in die Wand der Organe eingebettet sind. Hierher gehören also vor allem die sympathischen Ganglien, sowie auch die Spinalganglien und die ihnen entsprechenden Ganglien der Cerebralnerven.

Die erste Frage, die sich uns hier entgegenstellt, ist die, ob die Nervenfasern, welche durch die betreffenden Ganglien hindurchgehen, auch mit den daselbst befindlichen Nervenzellen in Verbindung treten oder nicht.

Langley hat nachgewiesen, dass Nikotin in einer nicht zu starken Gabe die Nervenzellen vergiftet, während es die Nervenfasern und die peripheren Nervenendigungen unberührt lässt, und hat diese Thatsache zur Prüfung der vorliegenden Frage in grossem Umfange methodisch verwertet. Zu diesem Zwecke braucht man ja nur das Ganglion mit einer Nikotinlösung zu bepinseln: hat die Reizung des Nerven central vom Ganglion jetzt dieselbe Wirkung als vor der Vergiftung, so geht er keine Verbindung mit den daselbst befindlichen Nervenzellen ein. Bleibt die Wirkung der Reizung nach der Vergiftung aber aus, so bezeugt dies, dass die Nervenzellen des Ganglions in die nervöse Leitung eingeschaltet sind.

In dieser Weise hat nun Langley gefunden, dass jede in den sympathischen Bahnen verlaufende centrifugale Nervenfaser mit einer einzigen peripheren Nervenzelle in Verbindung steht. Die durch die Einschaltung dieser Nervenzelle bewirkte Unterbrechung der Leitung von dem centralen Nervensystem zu der Peripherie findet entweder in den Ganglien des Grenzstranges oder mehr peripher, bis in die Nähe der peripheren Verbreitung des betreffenden Nerven statt. Als Beispiele der ersten Verbindungsart seien erwähnt die vasokonstriktorischen, die schweisssecernierenden und die pilomotorischen Nerven für die Vorderpfote, welche sämtlich mit Nervenzellen im Ganglion thoracicum primum verbunden sind. Dagegen enden die meisten Nervenfasern des Splanchnicus nicht in den Ganglien des Grenzstranges, sondern im Ganglion solare; und die Nerven der äusseren Genitalien sind mit Nervenzellen in der Nähe der betreffenden Organe verbunden.

Es ist nicht leicht zu entscheiden, inwiefern die betreffenden, im Verlauf der sympathischen Nervenfasern eingeschalteten Nervenzellen eine andere Aufgabe als die rein nutritive haben oder nicht. Von vornherein lässt sich

die Möglichkeit nicht leugnen, dass diese Ganglien gleich wie das Rückenmark irgend welche centralen Verrichtungen ausüben könnten, und dafür sprechen gewissermassen die Beobachtungen, welche Goltz und Ewald an Hunden gemacht haben, an welchen der grösste Teil des Rückenmarkes von dem oberen Brustteil oder unteren Halsteil an exstirpiert worden war.

Nachdem die unmittelbar an die Operation sich anschliessenden Störungen sich allmählich ausgeglichen hatten, zeigten die Tiere folgende Erscheinungen. Sämtliche quergestreiften Muskeln des Hinterkörpers degenerierten und wurden zu bindegewebigen Massen verwandelt. Nur der äussere Sphincter ani entging der Degeneration und blieb bis zum Tode des Tieres vollkommen leistungsfähig.

Die Verdauungsvorgänge liefen in ganz regelmässiger Weise ab, durchaus ähnlich wie bei einem ganz normalen Hunde. — Der Harn blieb vollkommen normal, und die Harnblase entleerte sich vollständig. — Eine trächtige Hündin gebar fünf Junge. Der Mutter wurde ein Junges gelassen; dieses machte sich energisch an das Sauggeschäft und gedieh ausgezeichnet gut. Unter dem Einfluss des Saugens secernierten die Milchdrüsen eine völlig normal zusammengesetzte Milch. — Dagegen konnte keine deutliche Schweisssekretion nachgewiesen werden. — Die Gefässe des Hinterkörpers gewannen wieder ihren Tonus und behielten auch die Fähigkeit, auf örtliche Reize hin, je nach der Natur derselben, zu erschlaffen oder sich zu verengern. Dagegen gelang es nicht nach Anbringung von Reizen Veränderungen der Gefässe in entfernten Hautgebieten zu erzielen, oder durch Reize von den Hinterpfoten aus irgend eine Zustandsveränderung in der Darmbewegung, den Bewegungen des Sphincter ani oder der Harnblase einzuleiten. — Auch der Haarwechsel erfolgte ziemlich normal, war aber vorn an den Teilen des Körpers, die noch in Zusammenhang mit den nervösen Centralorganen standen, früher beendet als hinten. Die Knochen bekamen eine eigentümliche morsche Beschaffenheit. — Wenn die äussere Temperatur nicht zu niedrig war, geschah die Wärmeregulation mit ganz genügender Präcision.

Auch ist zu erwähnen, dass *gewisse Gifte*, wie das Anagyrin (aus Anagyris foetida, Gley), *sowie gewisse, aus verschiedenen Organen des Körpers zu erhaltende Substanzen* (Extrakt der Nieren und der Nebennieren) *bei gänzlich zerstörtem Nervensystem eine nicht unerhebliche Gefässkontraktion bewirken können.*

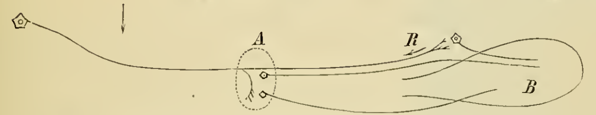
Diese und andere analoge Erscheinungen zeigen unzweideutig, *dass zahlreiche Verrichtungen ohne die Beteiligung des centralen Nervensystems ausgeführt werden können.* Dass sie unter Mitwirkung der in den peripheren Ganglien befindlichen Nervenzellen stattfinden, scheint allerdings sehr wahrscheinlich zu sein, ist aber lange nicht einwurfsfrei bewiesen, denn die Möglichkeit lässt sich nicht bestimmt ausschliessen, dass diese Verrichtungen durch eine automatische Thätigkeit der betreffenden Organe selbst bedingt sind.

Es finden sich in der physiologischen Litteratur einige Angaben, welche zeigen, dass *Reflexe durch sympathische Ganglien vermittelt werden können*, obgleich sie uns nichts darüber lehren, welche Bedeutung diese Reflexe bei den normalen Vorgängen im Körper haben mögen.

Roschansky zerstörte bei Katzen das Rückenmark unterhalb des Halsmarkes und reizte das centrale Ende des Splanchnicus: dabei stieg der Blutdruck um einige mm Hg an. Diese Drucksteigerung zeigte sich nicht mehr, wenn der Grenzstrang zwischen dem IX. und X. sympathischen Ganglion durchschnitten wurde. Die Drucksteigerung würde daher durch sympathische Ganglien reflektorisch hervorgerufen sein.

Auch LANGLEY hat Reflexe durch sympathische Zellen beobachtet; ihr Mechanismus scheint aber sehr eigentümlich zu sein.

Nach Durchschneidung aller Verbindungszweige des Gangl. mesent. inf. mit dem centralen Nervensystem (vgl. Fig. 127, 1, S. 337) erhält man bei centraler (elektrischer oder mechanischer) Reizung des einen N. hypogastricus (am besten bei der Katze) Kontraktionen der Blase und des äusseren Analsphincters, Gefässverengerung im unteren Teil der Rectalschleimhaut und in der Uterinschleimhaut der entgegengesetzten Seite. Diese Wirkungen sind von Nervenzellen im Ganglion selbst abhängig, denn sie bleiben nach Nikotin aus; sie stellen aber keine Reflexe in gewöhnlicher Meinung dar, denn durch die Degenerationsmethode wird nachgewiesen, dass die hier beteiligten (im Verhältnis zum Ganglion) centripetalen Fasern ihr



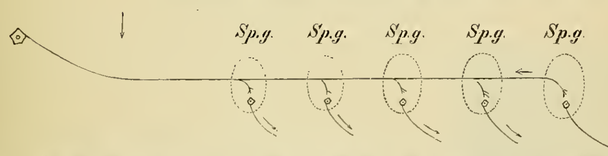
Figur 155. Schema eines Reflexes durch periphere Nervenzellen. Nach Langley.

trophisches Centrum weder im Ganglion noch peripher von demselben, und auch nicht im Spinalganglion haben. Diese Fasern stellen also centrifugale Nerven dar.

Die Art und Weise, wie durch diese die Reflexe ausgelöst werden, sucht LANGLEY folgendermassen darzulegen. Die Nervenfasern pflanzen, wie wir wissen, eine Erregung in beiden Richtungen fort, also wird eine bei *R* (Fig. 155) gereizte centrifugale Nervenfaser die Erregung auch in der Richtung nach dem Ganglion (*A*) fortpflanzen. Hier geht aber eine Kollaterale ab und diese versetzt die aus Zellen des Ganglions entstammenden und nach der Blase (*B*) gehenden Nervenfasern in Thätigkeit.

In entsprechender Weise erklärt LANGLEY die Thatsache, dass sich bei Reizung des Lumbalsympathicus die Haare in Hautgebieten aufrichten, welche von den 2—4 höherliegenden Ganglien innerviert werden (vgl. Fig. 156).

Nach FRANCK würde das Ganglion ciliare einen pupillenerweiternden Reflex vermitteln können, und derselbe Autor



Figur 156. Schema eines Reflexes durch periphere Nervenzellen. Nach Langley. *Sp. g.*, Sympathische Ganglien. Die Pfeile geben die Richtung an, in welcher sich die bei Reizung des Lumbalsympathicus ausgelöste reflektorische Erregung fortpflanzt.

beschreibt noch zahlreiche Reflexe, welche durch das Gangl. stellatum ausgelöst werden (vgl. Fig. 157). Wenn man alle centralen Verbindungen dieses Ganglions löst, darnach den vorderen Zweig (*Ba*) der Ansa Vieussenii durchtrennt und den mit dem Ganglion zusammenhängenden Stumpf reizt (x), so erhält man unter anderem eine Acceleration der Herzschläge (durch den Nerven *AcC*); ferner eine Gefässkontraktion im Ohr, in der Submaxillardrüse und in der Nasenschleimhaut sowie Pupillenerweiterung — alles auf der gereizten Seite durch den Sympathicus (*Symp.*) vermittelt. Es ist möglich, dass der Mechanismus hierbei derselbe als der von LANGLEY studierte ist.

In Bezug auf Reflexe durch periphere Ganglien sei noch darauf aufmerksam gemacht, dass man sich immer gegen Täuschungen wegen eines rekurrenten Verlaufes der Nervenfasern schützen muss. Angenommen *A* (Fig. 158) ist ein Ganglion, 2 und 3 zwei davon abgehende Nervenfasern. Wir reizen 2 und bekommen eine Wirkung bei dem von 3

innervierten Organ (*B*). Diese Wirkung kann allerdings ein Reflex sein, sie kann aber auch dadurch ausgelöst sein, dass einige der nach 3 gehenden Nervenfasern den durch die punktierten Linien angedeuteten Weg durch 2 genommen haben.

Die physiologische Aufgabe der Spinalganglien besteht wesentlich in den schon besprochenen rein nutritiven Verrichtungen, durch welche nicht allein die centripetalen Nervenfasern, sondern auch die hinteren Wurzeln und ihre Fortsetzungen im Rückenmark nebst den zugehörigen Kollateralen in normalem Ernährungszustand unterhalten werden.



Figur 157. Schema der Reflexe durch das Gangl. stellatum. Nach Franck.

Das Nähere über ihre Thätigkeit ist aber noch ganz dunkel. Man hat beobachtet, dass eine Hautkrankheit, die Herpes zoster, längs den centripetalen Nerven der Haut sich ausbreitet, und ist geneigt gewesen, die betreffende Störung mit einer Krankheit der Spinalganglien bezw. des Gangl. Gasseri in Zusammenhang zu bringen. Jedoch dürfte die Sache noch lange nicht als erledigt angesehen werden können.

Da die meisten Nervenzellen der Spinalganglien nur einen Ausläufer entsenden, welcher sich nach einem kürzeren oder längeren Verlauf in zwei Fasern teilt (T-Faser), so könnte man sich denken, dass die von der Peripherie kommenden Erregungswellen direkt auf das Rückenmark übertragen werden, ohne den Seitenzweig einzuschlagen und ohne mit der Nervenzelle etwas zu thun zu haben.

Diese Frage kann experimentell geprüft werden, indem man untersucht, inwiefern die Erregung beim Durchtritt durch das Ganglion verzögert wird oder nicht, d. h. ob ein gewisser, durch die Reizung der centripetalen Nerven hervorgerufener Vorgang, z. B. ein bestimmter Reflex, merkbar früher eintritt, wenn die Reizung central vom Ganglion stattfindet, als wenn sie gerade peripher von demselben erfolgt. An Spinalganglien des Frosches fand Wundt in der That eine Verspätung des Reflexes um 0.003 Sek. — Gad und Joseph untersuchten beim Kaninchen das Gangl. jugulare nervi vagi, welches sich in Bezug auf die im Vagus enthaltenen centripetalen Nervenfasern ganz wie die Spinalganglien den centripetalen Rückenmarksnerven gegenüber verhält, und benutzten als Indikator des Erfolges die durch die Reizung hervorgerufene Veränderung der Atembewegungen. Es stellte sich heraus, dass im Mittel von einer grossen Anzahl Bestimmungen die Reaktion von seiten der Atmung 0.036 Sekunden früher eintrat, wenn die Reizung central vom Ganglion stattfand. Wenn diese Beobachtungen sich bestätigen, so ist es hierdurch bewiesen, dass bei diesem Ganglion wenigstens jede funktionelle Erregungswelle der centripetalen Nervenfasern im Ganglion eine Nervenzelle durchläuft.



Figur 158.

In der letzten Zeit haben Gaule und Lewin eine sehr merkwürdige Thatsache, deren Bedeutung vorläufig ganz dunkel ist, erwähnt: bei Zählung der Nervenzellen und der hinteren Wurzelfasern im 31. und 32. Rückenmarksnerven beim Kaninchen beobachteten sie nämlich, dass die Zahl der hinteren Wurzelfasern nur 4270 bezw. 3173 war, während die der Nervenzellen in den entsprechenden Ganglien 27618 bezw. 20361 betrug. Es kommen also in beiden Fällen auf je eine hintere Wurzelfaser 6.4 Nervenzellen im Spinalganglion. Wenn dieses Ergebnis richtig ist, so ist die geläufige Vorstellung, dass jede Nervenzelle in den Spinalganglien mit je einer Wurzelfaser (bezw. centripetalen

Nerven) verbunden ist, entschieden unrichtig, denn es bleiben in den genannten Ganglien 23000—17000 Nervenzellen übrig, die hierbei keine Verwendung finden. In den Spinalganglien hat man in der That Zellen beschrieben, deren Fortsätze zwar markhaltig sind, aber nicht aus dem Ganglion heraustreten, sondern sich in demselben verzweigen. Ausserdem hat man in diesen Ganglien Zellen von einem sympathischen Charakter gefunden. Dies alles zeigt, dass die Spinalganglien viel verwickelterer Natur sind, als man sich dies bis jetzt vorgestellt hat — über die Bedeutung dieser Komplikation lässt sich zur Zeit nichts sagen.

§ 9. Die Centren im Rückenmark.

Das Rückenmark hat eine zweifache Aufgabe: teils vermittelt es als eine grosse Leitungsbahn die Verbindungen zwischen dem Gehirn und den centripetalen und centrifugalen Rückenmarksnerven, teils ist es als selbständiges Centralorgan thätig. In erster Linie werden wir die centralen Verrichtungen des Rückenmarkes erörtern.

a. Der Einfluss der Rückenmarkscentren auf die Bewegungen der Skelettmuskeln.

Die selbständige Einwirkung des Rückenmarkes auf die Skelettmuskeln ist wesentlich reflektorischer Art, und unter geeigneten Umständen kann das vom Gehirn isolierte Rückenmark bei Reizung eines centripetalen Nerven sämtliche, von ihm innervierte Muskeln zur Kontraktion bringen. Das Rückenmark vermag es allerdings nicht, Bewegungen zu regulieren, welche die gesetzmässig kombinierte Thätigkeit sehr vieler Muskeln erfordern: einem geköpften Säugetiere ist es unmöglich, Ortsveränderungen zu vollbringen oder Atembewegungen auszuführen (vgl. jedoch I, S. 307). Ein gehirnloser Frosch kann sich nicht umdrehen, wenn er auf den Rücken placiert wird u. s. w. Diese komplicierten Muskelwirkungen finden nur unter der Mitwirkung höherer Nervencentren statt. *Jedoch sind zahlreiche Rückenmarksreflexe gut koordiniert und tragen unzweifelhaft einen zweckmässigen Charakter*, wie dies aus den unten mitzuteilenden Beispielen hervorgeht. Ich bemerke, dass die betreffenden Erscheinungen nicht als Ausdruck einer „bewussten“ Thätigkeit im Rückenmarke aufgefasst werden dürfen. Gegen eine solche Deutung spricht ganz bestimmt der Umstand, dass wir selber noch viel kompliciertere Bewegungen ausführen, ohne dass das Bewusstsein dabei in irgend welcher Weise beteiligt ist.

Wenn ein Tropfen Schwefelsäure auf das eine Bein eines geköpften Frosches gebracht wird, so sucht der Frosch den Tropfen mit diesem Bein abzuwischen. Wird dieses Bein festgehalten, so kommt das andere Hinterbein zu Hilfe. Wird eine Zehe leicht gekniffen, so zieht sich das Bein gegen den Bauch. Wird der Tropfen in die Nähe des Anus gebracht, so werden die Beine nach oben gezogen und dann kräftig gestreckt.

Dass geköpfte Hühner noch fliegen können, ist eine alte Erfahrung. Bei Enten, an welchen das Rückenmark zwischen dem IV. und V. Halswirbel durchschnitten ist, führen die Füsse auch beim Fehlen jedes äusseren Reizes eine ganze Reihe von energischen reinen und vollkommen regelmässigen Schwimmbewegungen aus; mit dem Schwanze machen sie steuernde Bewegungen, mit den Flügeln Fliegbewegungen u. s. w. Dagegen sind sie nicht imstande, auf den Tisch gesetzt das Gleichgewicht zu bewahren und regelmässige Lokomotionsbewegungen mit den Füssen auszuführen (Tarchanoff).

An Hunden isolierten GOLTZ und EWALD durch einen Schnitt ins untere Halsmark oder obere Brustmark das Rückenmark vom oberen Teil des Nervensystemes und exstirpierten in einer zweiten Séance den hinteren Teil des noch vorhandenen Rückenmarkes. Es blieb also vom Rückenmark nur der obere Teil des Brustmarkes übrig, und dieser war vom Halsmark u. s. w. isoliert, bildete also gewissermassen ein „Mitteltier".

Fährt man an einem solchen Tier mit der Hand über die Seitenfläche der Brust rechtsseits hin, so krümmt sich das Stück der Wirbelsäule, welches das isolierte Rückenmark enthält, stark nach rechts. Bei sehr sanfter Reibung der Seitenfläche der Brust sieht man bloss eine seitliche Verziehung der Haut eintreten, die durch den darunterliegenden Hautmuskel hervorgebracht wird. Nach Benetzung der Brust mit Wasser wird das „Mitteltier" von allgemeinem Zittern ergriffen u. s. w.

Unter den durch das Rückenmark vermittelten Muskelreflexen sind noch die Sehnenreflexe hier zu erwähnen. Wenn man die untere Extremität im Kniegelenk beugt und auf die Sehne des M. extensor cruris einen kurzen Schlag ausführt, so zuckt dieser Muskel. Entsprechende Muskelkontraktionen werden bei gleichartiger Reizung anderer Sehnen, sowie auch durch mechanische Reizung der Gelenke und des Periostes erzielt. Diese Muskelwirkungen verschwinden bei der Tabes, d. h. wenn gewisse primäre sensible Neuronen funktionsuntauglich werden.

Angesichts dieses Umstandes liegt es, wie zuerst ERB bemerkt hat, am nächsten, anzunehmen, dass die betreffenden Muskelwirkungen reine Reflexe darstellen. Verschiedene Erscheinungen, vor allem die kurze Latenzdauer der durch die Reizung der Patellarsehne ausgelösten Zuckung, machten indessen diesem Erklärungsprinzip Schwierigkeiten, und schon der Entdecker der hierhergehörigen Erscheinungen, WESTPHAL, sprach die Ansicht aus, dass die Muskelwirkungen durch die direkte Erschütterung des Muskels ausgelöst würden, jedoch nur in dem Falle, dass der Muskel seinen normalen Tonus hat — was seinerseits von der normalen Beschaffenheit der centripetalen Leitungsbahnen bedingt ist (Reflextonus, vgl. oben S. 287).

Dass das Kniephänomen vom centralen Nervensystem wesentlich abhängig ist, geht auch daraus hervor, dass die Stärke der dabei erscheinenden Kontraktion in der Regel in derselben Richtung als die Leistungsfähigkeit des centralen Nervensystems zu- oder abnimmt. Sie wird also schwächer durch Ermüdung, Hunger u. s. w., kräftiger aber nach vorhergegangener Ruhe, Nahrungsaufnahme u. s. w. (LOMBARD).

Auch scheinen die Ansichten immer mehr in der Richtung zu gehen, die Sehnenphänomene als Reflexe aufzufassen. Wenn man den Muskel vom zugehörigen Knochen löst und den Knochen erschüttert, so kontrahiert sich der Muskel dennoch; wenn man Cocain in die Muskelarterien einspritzt und so die sensiblen Muskelnerven vergiftet, so löst das Klopfen der Sehne keine Zuckung mehr aus. Daraus folgt, dass bei dem Schlag auf die Sehne die Schwingungen von der Sehne auf die sensiblen Muskelnerven, wie auf die centripetalen Knochen- und Gelenknerven übertragen werden (STERNBERG).

Man könnte sich von vornherein vorstellen, dass bei der Ausbreitung der Reflexe auf verschiedene Muskeln diese immer in einer genau bestimmten Aufeinanderfolge in Thätigkeit träten. Diese Voraussetzung ist aber nicht ganz richtig. Wenn nämlich mehrfach aufeinanderfolgende, gleichartige und an demselben Orte angebrachte sensible Reize Bewegungen in einer grösseren Zahl von Muskeln hervorrufen, so kann die Reihenfolge, nach welcher die einzelnen Muskeln ihre Verkürzung beginnen, verschiedenartig sein. Allerdings erscheint unter den möglichen Ordnungen eine derselben vorzugsweise oft, doch ereignet es sich auch, dass statt der gewöhnlichen Reihenfolge a, b, c . . . irgendwelche andere auftritt, indem der Muskel b sich früher als a oder später als c kontrahiert. Hieraus folgt, dass die von denselben sensiblen Nerven aus eingeleitete Erregung mit Umgehung aller übrigen motorischen Wurzeln jede ihr überhaupt zugängige erreichen kann, ohne dass der Reizung eines zweiten die eines ersten motorischen Nerven vorausgehen muss. Unter den von jedem sensiblen Orte nach den verschiedenen Muskeln sich erstreckenden Verbindungen sind jedoch einige bevorzugt, so dass die Erregung sie leichter als alle übrigen

durchsetzen kann, denn es beteiligen sich gewisse Muskeln früher und häufiger als andere am Reflex, und dieses nach einer bestimmten Reihenfolge. Diese Verknüpfung der centripetalen und der centrifugalen Bahnen im Rückmarke kann aber keineswegs als eine absolut feststehende angesehen werden (LOMBARD).

b. Der Einfluss der Rückenmarkscentren auf die vegetativen Verrichtungen.

In Bezug auf die vom Rückenmark auf die vegetativen Verrichtungen ausgeübten Einwirkungen dürfte, angesichts der oben besprochenen Erfahrungen über das Verhalten des Hundes mit verkürztem Rückenmark (II, S. 290), eine Revision der hierher gehörigen Angaben notwendig sein, denn nach diesen sind mehrere Verrichtungen, welche nach früheren Beobachtungen vom Rückenmark ganz abhängig waren, zum Teil wenigstens von peripheren Mechanismen bedingt.

Dass sich im Rückenmark und besonders in dessen Brustteil Gefässnervencentren vorfinden, die sowohl durch Erstickung als durch reflektorische Einwirkungen erregt werden können, ist schon oben erwähnt (vgl. I, S. 213); wir brauchen daher diese Centren hier nicht näher zu berücksichtigen.

Wie wir schon gesehen haben, bleiben die Harn- und Geschlechtsorgane sowie das Rectum vollkommen leistungsfähig, auch wenn der ganze untere Teil des Rückenmarkes ausgerottet wird (vgl. II, S. 290). Dass die nervösen Centralorgane jedoch auf diese Körperteile einen gewissen Einfluss ausüben, geht aus den Ergebnissen bei der Reizung der zugehörigen Nerven unzweideutig hervor. Diese Nerven werden in erster Linie von Centren im Lendenmark beherrscht.

An Hunden, bei welchen das Rückenmark an der Grenze zwischen Brustteil und Lendenteil durchschnitten war, hat GOLTZ unter anderem folgende Beobachtungen gemacht. Durch mechanische Reizung des Penis, des Unterleibes, durch Druck auf die Harnblase, sowie scheinbar spontan durch starke Füllung der Blase und des Rectums kann eine Erektion ausgelöst werden. — Bei mechanischer Reizung des Anus wird die Harnblase entleert; die Harnentleerung hat einen vollständig normalen Charakter. — Wird ein Finger in das Rectum hineingeführt, so erscheinen rhythmische Kontraktionen des Analsphincters, welche durch Reizung des Ischiadicus gehemmt werden können. — Bei Reizung des Ischiadicus werden noch Kontraktionen des Uterus und der Vagina erhalten.

Die betreffenden Centren haben bei der Katze folgende Lage: das Centrum für die Harnentleerung (Centrum vesico-spinale) an den V.—VI. Lendennerven; das Centrum für den Analsphincter (Centrum ano-spinale) zwischen dem VI. und VII. Lendennerven. Beim Menschen würde das Centrum der Blase ganz am Ende des Rückenmarkes in der Gegend der Austrittsstellen des III. und IV. Sakralnerven liegen.

Im Rückenmark finden sich ausserdem Centren für die Schweisssekretion. Wenn an einer Katze das Rückenmark unterhalb des Kopfmarkes durchschnitten und das Tier dann erstickt wird, so tritt nach 2 bis 3 Minuten eine Schweisssekretion hervor. Dasselbe ist auch nach Durchschneidung am IX. Brustwirbel der Fall.

Endlich ist noch das von BUDGE entdeckte Centrum cilio-spinale zu erwähnen, was speziell dadurch merkwürdig ist, dass dasselbe, obgleich im Rückenmark gelegen, dennoch Organe im Kopf beherrscht. Dieses Centrum ist schon oben (II, S. 202) näher besprochen.

§ 10. Die Leitungsbahnen im Rückenmark.

a. Die elektrische Reizung des Rückenmarkes.

Bevor wir die Leitungsbahnen im Rückenmark an und für sich studieren, müssen wir eine, ihrer Zeit lebhaft diskutierte Frage erledigen, nämlich die, ob die centrifugal leitenden Fasern des Rückenmarkes durch Elektricität erregbar sind oder nicht. Dass die elektrische Reizung des Rückenmarkes Kontraktionen in der Körpermuskulatur hervorrufen kann, darin sind die Erfahrungen sämtlicher Autoren vollkommen übereinstimmend. Es wird aber von einigen behauptet, dass diese Kontraktionen entweder durch direkte Reizung der Wurzelfasern bedingt seien, oder dass sie Reflexe darstellten, die durch Reizung der Hinterstränge und der darin verlaufenden centripetalen Fasern ausgelöst würden.

Indessen hat vor allem Biedermann gezeigt, dass die centrifugalen Leitungsbahnen im Rückenmark thatsächlich erregbar sind.

Bei dieser Untersuchung ging Biedermann in folgender Weise zuwege. Er spaltete das Rückenmark eines Frosches durch einen frontalen Schnitt in eine ventrale und dorsale Hälfte. Da das Rückenmark auch oben durchschnitten war, fand sich in ihm, nach den gewöhnlichen Regeln, ein absteigender Demarkationsstrom, welcher die Erregbarkeit des Rückenmarkes für einen gleichgerichteten Strom, dessen Kathode ja mit der des Demarkationsstromes zusammenfiel, erhöht. Es stellte sich nun heraus, dass der ventrale Teil des Rückenmarkes an seinem proximalen Ende für absteigende Induktionsströme sehr erregbar war, während eine beträchtlich grössere Stromstärke sich notwendig erwies, um bei Reizung eines mehr distalen Teiles Muskelkontraktionen hervorzurufen. Die im ersten Falle erzielten Kontraktionen konnten also keineswegs durch Stromschleifen u. dgl. auf die vorderen Wurzeln bedingt sein.

Man könnte noch sagen, dass die betreffende Wirkung durch Reizung der grauen Substanz bedingt sei. Dieser Einwand wird aber dadurch widerlegt, dass die am ventralen Teil des gespalteten Rückenmarkes noch befindliche graue Substanz etwa dieselbe Erregbarkeit hatte, gleichviel in welchem Niveau sie gereizt wurde.

Durch Reizung der langen centrifugalen Bahnen des Rückenmarkes haben Gotch und Horsley die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in diesen bei Säugetieren gleich 39.5 m pro Sekunde gefunden.

b. Die Methoden zur Bestimmung der Leitungsbahnen im Rückenmark.

Um die Lage der Leitungsbahnen im Rückenmark zu bestimmen, besitzt man mehrere, prinzipiell voneinander abweichende Methoden, welche sich gegenseitig ergänzen und in folgende drei Hauptabteilungen zusammengeführt werden können.

A. Die anatomischen Methoden. Zu diesen gehören: 1. die zuerst von Stilling angewandte Methode, das Rückenmark in Serienschnitte zu zerlegen und durch Studium derselben den Faserverlauf festzustellen. 2. Eine zuerst von Flechsig zur Erforschung der Leitungsbahnen eingehender benutzte Methode, welche sich auf die Thatsache basiert, dass Leitungsbahnen, welche dieselbe Aufgabe haben, während der embryonalen Entwicklung, bezw. während der ersten Zeit der postembryonalen Entwicklung etwa gleichzeitig mit Markscheiden versehen werden, während Leitungsbahnen von verschiedener physiologischer Aufgabe zu verschiedener Zeit ihre Markscheiden bekommen. Figur 159 stellt die nach dieser Methode festgestellte Gliederung der Rückenmarksstränge schematisch dar (vgl. unten).

B. Die pathologisch-anatomischen und klinischen Methoden. Hierher gehören:

3. Die Beobachtungen an Kranken, die an Rückenmarkskrankheiten leiden und die Zusammenstellung dieser Beobachtungen mit dem Sektionsbefund post mortem.

Die betreffenden Beobachtungen können ihrerseits zweierlei Art sein, nämlich:

α. Der Kranke lebt so lange, dass in den Rückenmarkssträngen die Türck-Waller'sche Degeneration ausgebildet wird. Diese giebt dann in derselben Weise wie die auf die Markscheidenentwickelung begründete Methode Aufschluss über den Verlauf der Leitungsbahnen. Vgl. Fig. 160, in welcher die nach einer Läsion der Grosshirnrinde auftretende Degeneration der langen motorischen Rückenmarksbahnen dargestellt ist.

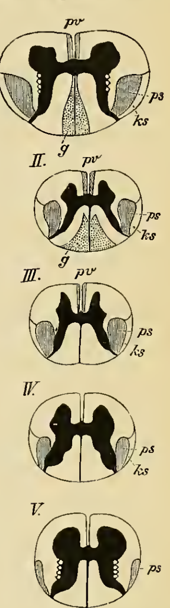
β. Auch wenn der Kranke nicht so lange lebt, dass eine deutliche Degeneration sich ausbilden kann, so giebt doch die Zusammenstellung der Symptome mit der Rückenmarksläsion insofern über die Leitungsbahnen Aufschluss, als sie z. B. zeigt, ob eine Bahn im Rückenmark gleichseitig oder gekreuzt verläuft.

C. Die experimentellen Methoden:

4. Die partielle Durchtrennung des Rückenmarkes auf verschiedener Höhe, wobei das Tier am Leben bleibt. Die nach der Operation erscheinenden Störungen geben in ganz derselben Weise wie die klinischen Beobachtungen (3, β) über den Verlauf der Leitungsbahnen Aufschluss. Ferner können die dabei auftretenden Degenerationen in derselben Weise wie die entsprechenden Beobachtungen am Menschen (3, α) für die vorliegende Aufgabe verwertet werden. Endlich kann man nach der partiellen Durchtrennung des Rückenmarkes, durch eine höher, z. B. an der Grosshirnrinde angebrachte Reizung, untersuchen, ob centrifugale Leitungsbahnen durch den Schnitt unterbrochen sind oder nicht.

5. Die elektrische Methode, welche besonders durch Gotch und Horsley ausgebildet ist. Diese stützt sich auf die Thatsache, dass auch im centralen Nervensystem Aktionsströme bei der Erregung vorkommen. Man untersucht nun die Stärke der Aktionsströme bei Reizung verschiedener Teile des Rückenmarkes und unter Anwendung zweckmässig gelegter partieller Durchschneidungen (vgl. Fig. 161).

6. Die Gudden'sche Methode (vgl. II, S. 275).



Figur 159. Querschnitte durch verschiedene Höhen des Rückenmarkes. Nach Flechsig. *I*, Austritt des VI. Cervikalnerven; *II*, Austritt des III. Brustnerven; *III*, Austritt des VI. Brustnerven; *IV*, Austritt des XII. Brustnerven; *V*, Austritt des IV. Lumbalnerven. *ps*, Pyramiden-Seitenstrangbahn; *pv*, Pyramiden-Vorderstranghahn; *ks*, Kleinhirn-Seitenstrangbahn; *g*, Goll'sche Hinterstränge.

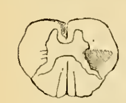
Im folgenden werde ich in erster Linie die wichtigsten anatomischen Angaben über die Leitungsbahnen des Rückenmarkes zusammenstellen, um dann die entsprechenden klinischen und physiologischen Erfahrungen zu erörtern.

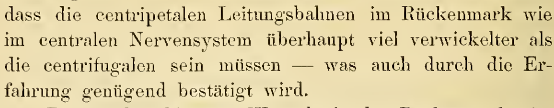
c. Die anatomischen Angaben über die Leitungsbahnen im Rückenmark (vgl. Fig. 162 und 163).

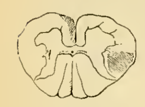
Als centripetale Leitungsbahnen bezeichne ich hier und im folgenden alle diejenigen Bahnen, welche eine Erregung von niederen zu höheren Nervencentren übertragen, und als centrifugale Leitungsbahnen alle diejenigen, welche die Erregung von höheren zu niederen Nervencentren übertragen. Zu jenen führe ich ausserdem alle die Bahnen, welche den Übergang einer centripetalen Erregung auf einen centrifugalen Nerven vermitteln.

Wie wir schon gesehen haben, vermag auch beim isolierten Rückenmark die Reizung eines einzigen centripetalen Nerven eine grosse Anzahl centri-

fugaler Nerven reflektorisch in Thätigkeit zu versetzen. Es muss also die Verknüpfung centripetaler Nerven mit den Ursprungszellen der centrifugalen Nerven eine sehr mannigfache sein. Dies lässt uns von vornherein annehmen, dass die centripetalen Leitungsbahnen im Rückenmark wie im centralen Nervensystem überhaupt viel verwickelter als die centrifugalen sein müssen — was auch durch die Erfahrung genügend bestätigt wird.

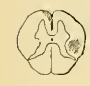


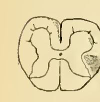


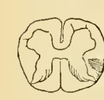


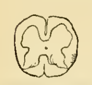












Figur 160. Sekundäre absteigende Degeneration nach einem Erkrankungsherd in der linken Grosshirnhemisphäre. Nach Erb.

Die in den hinteren Wurzeln in das Rückenmark eintretenden, den Nervenzellen der Spinalganglien entstammenden Nervenfasern teilen sich, zum grossen Teil wenigstens, sogleich nach ihrem Eintritt ins Rückenmark in einen aufsteigenden und absteigenden Ast, und bilden den Hauptbestandteil der *Hinterstränge* des Rückenmarkes. Sie entsenden in die graue Substanz Kollateralen, welche sich mit ihren Endverzweigungen um die Zellen der Vorderhörner (Reflexkollateralen, KÖLLIKER), um Zellen in den Hinterhörnern und in der Substantia gelatinosa, sowie um die Zellen der CLARKE'schen Säulen aufsplittern.

Auch die Stammfasern der hinteren Wurzeln treten zum Teil in die graue Substanz ein, zum Teil steigen sie aber durch die ganze Höhe des Rückenmarkes nach oben, und zwar ohne auf die entgegengesetzte Seite überzugehen. Hierbei verändern die betreffenden Fasern insofern ihre Lage, als sie, je höher hinauf sie kommen, um so mehr medianwärts geschoben werden, so dass der mediale Teil des Hinterstranges in den proximalen Abschnitten des Rückenmarkes die Fortsetzungen der hinteren lumbo-sakralen und distalen Brustwurzeln enthält, während die proximalen Brustwurzeln u. s. w. nach aussen von diesen liegen. Im proximalen Teil des Rückenmarkes trennen sich diese verschiedenen Abschnitte der Hinterstränge durch ein stärkeres bindegewebiges Septum auch äusserlich; der mediale Abschnitt wird als GOLL's *Strang*, der laterale als BURDACH's *Strang* bezeichnet. Die Fasern der GOLL'schen Stränge endigen in den Kernen der zarten Stränge, die der BURDACH'schen Stränge in den Kernen der Keilstränge; es wird auch angegeben, dass Fasern aus beiden Strängen nach dem Kleinhirn direkt übergehen und dort endigen.

Die sekundären centripetalen Bahnen entstehen aus den Nervenzellen, um welche sich die Stammfasern und die Kollateralen der hinteren Wurzeln aufsplittern. Unter diesen sind folgende näher bekannt.

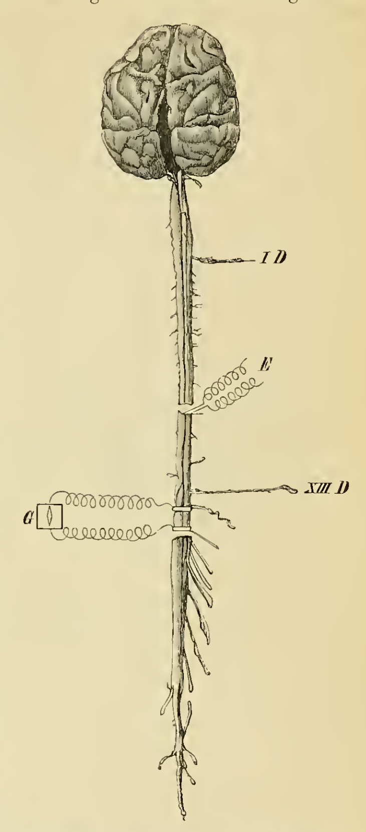
Die Nervenfortsätze der Kerne der zarten Stränge und der Keilstränge gehen im Kopfmarke auf die entgegengesetzte Seite über und setzen sich mit der *Schleife* in proximaler Richtung weiter fort.

Die aus den Zellen der Hinterhörner entstehende sekundäre centripetale Bahn geht durch die vordere Kommissur in die entgegengesetzte Rückenmarkshälfte über und verläuft daselbst in den sogen. Vorderseitenstrangresten gehirnwärts. Da, wie schon genannt, sich auch die in den Hintersträngen aufsteigenden Fasern im Kopfmark kreuzen, so folgt, dass die sensible Bahn in der That eine vollständige Kreuzung erleidet.

Die Zellen der CLARKE'sche Säulen stellen den Ursprung der Kleinhirn-Seitenstrangbahn dar. Die zu dieser Bahn gehörigen Fasern sind teils mit den übrigen Fasersystemen im hinteren Teil der Seitenstränge zerstreut, teils bilden sie ein kompaktes Bündel in der Peripherie des hinteren Teils des Seitenstranges; sie gehen durch den Bindearm zum Kleinhirn und können dort bis zum Oberwurm verfolgt werden.

Aus anderen Zellen der grauen Substanz entspringen lange Fasern, welche in den ventralen Abschnitt des gleichseitigen Seitenstranges übergehen (GOWERS' antero-lateral tract), mit der Kleinhirn-Seitenstrangbahn nach aufwärts verlaufen und frontalwärts von derselben sich umbiegen und in das Kleinhirn senken.

Die vorderen Wurzeln stehen zum grössten Teil mit den gleichseitigen Ganglienzellen der Vorderhörner in Verbindung; einige vordere Wurzelfasern entspringen aus den Zellen des gekreuzten Vorderhorns.

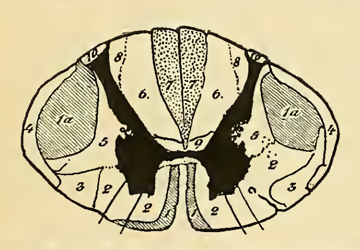


Figur 161. Versuchsanordnung zum Studium der Leitungsbahnen im Rückenmark des Affen mittelst der elektrischen Methode. Nach Gotch und Horsley. Das Rückenmark ist im mittleren Brustteil und oberen Lendenteil durchschnitten. Die Reizung findet oben (bei *E*), die Ableitung unten (bei *G*) statt.

Zu diesen Zellen steigen lange Fasern von der Grosshirnrinde herab und bilden die sogen. Pyramidenbahnen. Diese stellen also die sekundären centrifugalen Leitungsbahnen dar. Im Kopfmarke erleiden sie zum grössten Teil eine Kreuzung (Pyramidenkreuzung) und verlaufen dann in den Pyramiden-Seitensträngen nach unten. Eine grössere oder geringere Zahl von ihnen nimmt indes an der Pyramidenkreuzung nicht teil, sondern steigt ungekreuzt in den Pyramiden-Vordersträngen nach abwärts.

Während ihres Verlaufes geben sie aber ununterbrochen Fasern an der entgegengesetzten Seite des Rückenmarkes ab, und die Kreuzung der Pyramidenfasern wird daher, je weiter kaudalwärts, immer vollständiger, so dass die Pyramidenvorderstränge nur etwa bis Mitte des Brustmarkes oder ausnahmsweise bis zum Anfang des Lendenmarkes verfolgt werden können.

Die bis jetzt besprochenen Bahnen — die Goll'schen und Burdach'schen Stränge, die Kleinhirn-Seitenstrangbahn, der Gowers'sche antero-lateral tract, gewisse Bestandteile der Vorderseitenstrangseite sowie die beiden Pyramidenbahnen — sind lange Bahnen und stellen Verbindungen weit entfernter Abschnitte des centralen Nervensystemes dar. Hinsichtlich ihrer Lage im Rückenmarksquerschnitt sei nach Flatau darauf aufmerksam gemacht, dass sie nach einer der Randzonen der Rückenmarksstränge streben. Wenn diese Randzone in einer gegebenen Rückenmarkshöhe durch ein anderes, meistens kompakteres Bündel in Anspruch genommen wird, so halten sich die anderen langen Fasern an dieses kompakte Bündel. Sobald aber letzteres





Figur 162 und 163. Schnitt durch das Cervikal- und das Lumbalmark mit Einzeichnung der ungefähren Grenzen zwischen den einzelnen Abteilungen des Markmantels. Nach Edinger. *1a*, Pyramiden-Seitenstrangbahn; *1*, Pyramiden-Vorderstrangbahn; *2*, Grundbündel der Vorderstränge; *3*, Gowers' antero-lateral tract; *4*, Kleinhirn-Seitenstrangbahn; *5*, seitliche Grenzschicht der grauen Substanz; *6*, Burdach'sche Hinterstränge; *7*, Goll'sche Hinterstränge; *8*, Wurzeleintrittszone; *9*, ventrales Feld der Hinterstränge; *10*, Randzone.

aus dem Felde verschwindet und somit einen freien Platz an der Randzone einräumt, so lagern sich die früher seitwärts liegenden Fasern an den Rand und behalten diese Lage bis ihrer Umbiegung nach der grauen Substanz.

Die inneren Zonen der weissen Stränge sind wesentlich von kürzeren oder längeren, auf- oder absteigenden Bahnen eingenommen, welche verschiedene Rückenmarksquerschnitte untereinander in Verbindung setzen. Einige dieser Bahnen entstehen aus multipolaren, weit verbreiteten Zellen (Strangzellen), welche ihren Axencylinder in den gleichseitigen oder in den gekreuzten Vorderseitenstrang entsenden. Hier geben die betreffenden Fasern Kollateralen ab, welche sich wieder in die graue Substanz begeben und dort um andere Zellen herum aufsplittern. Andere derartige Fasern verlaufen in den Hintersträngen und finden sich dort teils in dem ventralsten Abschnitt derselben (kurze kommissurale Nervenfasern), teils als zarter Faserbeleg direkt auf der Dorsalseite der Hinterstränge (lange Kommissuralfasern).

Als weitere Verbindungsglieder verschiedener Neurone sind noch Zellen zu nennen, deren Axencylinder in keine Längsbahn oder Wurzelfaser übergeht, sondern sich gleich nach seinem Ursprunge ausserordentlich fein verzweigt. Solche Zellen liegen überall über dem Querschnitte verbreitet, sind aber in der Gegend nahe dem Hinterhorne und in diesem selbst besonders reichlich.

Aus der vorhergehenden Darstellung geht hervor, dass unter den Strängen des Rückenmarkes die Vorderseitenstränge die wichtigsten sind. In denselben haben wir, ausser den als besondere Systeme deutlich hervortretenden Pyramidenseiten- und Vordersträngen, Kleinhirn-Seitensträngen und den Gowers'schen Strängen, in den Vorderseitenstrangresten die wichtigsten centripetalen Leitungsbahnen zum Gehirn, sowie die wichtigsten Kommissurfasern, welche verschiedene Neuronen des Rückenmarkes unter einander verbinden.

Litteratur. W. v. Bechterew, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark. Leipzig 1894. — L. Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. Fünfte Auflage, Leipzig 1896. — M. v. Lenhossek, Der feinere Bau des Nervensystems. Berlin 1895. — E. Redlich, Die Pathologie der tabischen Hinterstrangserkrankung. Jena 1897.

d. Experimentelle und klinische Erfahrungen über die Leitungsbahnen im Rückenmark.

Die Frage, die sich bei den experimentellen und klinischen Untersuchungen über die Leitungsbahnen im Rückenmark in erster Linie aufgestellt hat, ist die, ob diese Bahnen sich im Rückenmark kreuzen oder nicht. Als zweite Frage kommt dann die, in welchen Strängen die betreffenden Bahnen verlaufen.

Vielerlei Umstände, wie die Schwierigkeit den beabsichtigten Schnitt genau zu führen, die Unsicherheit bei der Beobachtung der nach dieser Operation erfolgenden Störungen der Sensibilität und der Motilität, lassen uns unschwer begreifen, dass die Angaben verschiedener Autoren über die Resultate der Tierversuche vielfach differieren. Die Beobachtungen an kranken Menschen sind natürlich in mehrfacher Hinsicht geeignet, diese Erfahrungen zu vervollständigen: hier begegnen wir indessen dem Übelstand, dass die durch Krankheit oder Unglücksfall hervorgerufene Läsion des Rückenmarkes selten oder nimmer so genau abgegrenzt ist, dass daraus ganz unzweideutige Resultate gezogen werden könnten. Die folgende Zusammenstellung muss daher wesentlich als schematisierend aufgefasst werden.

1. Die centrifugalen Leitungsbahnen. Wenn man an einem Hunde eine Hemisektion des Rückenmarkes macht, so sind die gleichseitigen Muskeln, deren Nerven unterhalb des Schnittes vom Rückenmark austreten, unmittelbar nach der Operation gelähmt, während die Muskeln der gekreuzten Seite völlig leistungsfähig erhalten sind. Die Hemisektion scheint also eine wichtige gleichseitig verlaufende Leitungsbahn durchgetrennt zu haben.

Diese Lähmung ist aber nicht definitiv, sondern geht allmählich mehr oder weniger vollständig vorüber, und zwar ist der Grad der Retablierung

wie auch der der primären Lähmung bei verschiedenen Muskelgruppen von dem Ort der Hemisektion wesentlich abhängig. So bewirkt eine Hemisektion im Halsmarke an der Vorderpfote eine grössere Störung als an der Hinterpfote. In beiden Extremitäten findet allerdings eine Retablierung statt; diese ist aber in der hinteren Extremität vollständiger und tritt früher ein als in der vorderen Extremität. Bei Hemisektion des Brustmarkes dauern die Bewegungsstörungen in der hinteren Extremität länger, und die Retablierung ist weniger vollständig als bei der Hemisektion im Halsmark. Je mehr distal die Hemisektion gelegt wird, um so bedeutender und länger andauernder werden die Bewegungsstörungen und um so geringer die nachfolgende Retablierung.

Aus diesen Erfahrungen können wir also den Schluss ziehen, dass beim Hunde die motorischen Leitungsbahnen sowohl in direkten als in gekreuzten Bahnen verlaufen, sowie dass jene unter normalen Verhältnissen die wichtigeren sind. Wenn die direkten Bahnen ausgeschaltet sind, so übernehmen es die gekreuzten, die Erregung fortzupflanzen: je näher an der Austrittsstelle der betreffenden Nerven, um so vollständiger ist das Hinübertreten der gekreuzten Bahnen schon erfolgt und um so stärker daher die Störungen.

Wenn man an einem Hund im Dorsalmark eine Hemisektion gemacht hat und die dadurch hervorgerufenen Bewegungsstörungen sich schon ausgeglichen haben, so ruft eine höher gelegte Hemisektion an der gekreuzten Seite oder ein sagittaler Schnitt in der Mittellinie des Rückenmarkes die früheren Störungen wieder hervor: in beiden Fällen sind die gekreuzten Bahnen durch die zweite Operation ausgeschaltet worden.

Die Wege, auf welchen die motorische Erregung im Rückenmark fortgepflanzt wird, scheinen indes viel komplicierter zu sein, als man sich nach den bis jetzt erwähnten Erfahrungen vorstellen sollte. Denn nach einer Hemisektion auf der einen und einer etwas tieferen auf der anderen Seite wird nicht die Motilität dauernd aufgehoben. Dagegen werden nach drei wechselständigen Hemisektionen die Bewegungen stark gestört (Osawa).

Die Erfahrungen über die Bewegungsstörungen nach halbseitiger Durchtrennung des Rückenmarkes beim M e n s c h e n lassen sich, nach Kocher, folgendermassen zusammenfassen. Auf der verletzten Seite besteht eine motorische Paralyse, sofort in grösster Intensität eintretend, in der Regel im Verlauf von Tagen oder Wochen abnehmend und, soweit nicht Zerstörung von Vorderhornkernen auf beschränkten Querschnitten im Spiele ist, sich soweit zurückbildend, dass bloss eine gewisse Schwäche zurückbleibt. Die tiefe Kreuzung kurz vor dem Austritt der entsprechenden Nerven spielt eine grössere Rolle für das Bein als für den Arm.

Nach den anatomischen Thatsachen ist es unzweifelhaft, dass die motorischen Bahnen direkt in den Pyramiden-Seitensträngen und gekreuzt in den Pyramiden.-Vordersträngen laufen. Dementsprechend finden wir auch angegeben, dass Durchschneidung aller Teile des Rückenmarkes mit Ausnahme der Seitenstränge nur eine geringe Herabsetzung der Motilität bewirkt, sowie dass auf der anderen Seite die Durchschneidung der Seitenstränge allein die

Motilität nicht definitiv aufhebt und dass sie sich allmählich ziemlich vollkommen wieder einstellt. Die oben erwähnten Erfahrungen OSAWA's betreffend den geschlängelten Verlauf der motorischen Fasern zeigen indes, dass die Verhältnisse beim Hunde wenigstens noch viel verwickelter sind, beweisen aber nicht, dass die betreffenden Verbindungen nur durch lange Bahnen stattfinden. Denn es ist wenigstens nicht unmöglich, dass in den betreffenden Versuchen die Leitung der Erregung unter Vermittlung der grauen Substanz hat stattfinden können.

Über den Verlauf der Leitungsbahnen für die vegetativen Verrichtungen besitzen wir unter anderem folgende Angaben. Die vasokonstriktorischen Nerven verlaufen sowohl in gleichseitigen als auch in gekreuzten Bahnen; jene scheinen die stärkeren zu sein. Beiderseitig laufen ferner die Bahnen zu der Blase und dem Mastdarm; diese genügen auf jeder Seite zur motorischen Innervation der ganzen Blase und des ganzen Mastdarmes. Es kann also auf der einen Seite diese Bahn lädiert sein ohne jegliche Funktionsstörung seitens der Blase und des Mastdarmes. — Endlich verlaufen die sympathischen Fasern zum Auge und zur Gesichtshälfte derselben Seite ungekreuzt durch das ganze Halsmark herunter. Die Lähmung nach Zerstörung dieser Bahn scheint eine bleibende zu sein, wenn sie auch graduell abnimmt, da das Auge noch eine Zufuhr von dilatatorischen Fasern von anderer Seite (vgl. II, S. 201) erhält (KOCHER).

2. Die centripetalen Leitungsbahnen. Unter diesen sind die Bahnen der Bewegungsempfindungen verhältnismässig am besten bekannt. Schon längst weiss man, dass bei gewissen Rückenmarkserkrankungen Störungen des Bewegungssinnes ohne andere Sensibilitätsstörungen auftreten (Ataxie, vgl. II, S. 102). Als Sitz der Erkrankung hat die pathologische Anatomie die Hinterstränge mit Ausnahme ihrer ventralen Felder nachgewiesen. Wir können daher sagen, dass die Bahnen der Bewegungsempfindungen zum Teil wenigstens in den Hintersträngen verlaufen, was übrigens auch durch Versuche von BECHTEREW bestätigt wird: nach Durchschneidung der Hinterstränge traten hier ausgeprägte Gleichgewichtsstörungen ohne irgendwelche anderen Störungen der Empfindung ein.

Diese Bahnen verlaufen im Rückenmark ungekreuzt, und ein Ersatz von der anderen Seite kommt spät, wenn überhaupt zu stande.

Die Frage, in welcher Weise die verschiedenen von der Haut ausgelösten Eindrücke durch das Rückenmark fortgepflanzt werden, ist eine viel schwierigere, und zur Zeit kann sie noch lange nicht als entschieden aufgefasst werden.

Für diese Frage ist die Lehre von BROWN-SÉQUARD, dass die Leitung der Empfindung völlig gekreuzt stattfindet, lange Zeit massgebend gewesen. Bei einer Hemisektion im Cervikalmark beobachtete nämlich BROWN-SÉQUARD an der verletzten Seite gesteigerte Empfindlichkeit (Hyperästhesie) des Stammes und der Gliedmassen gegen Berührung, Stich, Hitze, Kälte u. s. w., während auf der gekreuzten Körperseite Anästhesie für alle Empfindungsqualitäten mit Ausnahme des Muskelgefühls auftrat.

Die folgenden Forscher, die sich mit diesem Gegenstand experimentell beschäftigten, haben vielfach Ergebnisse erwähnt, welche sowohl von denjenigen BROWN-SÉQUARD's als auch untereinander wesentlich abweichen. So geben WOROSCHILOFF und MIESCHER an, dass die sensiblen Bahnen hauptsächlich, aber nicht ausschliesslich gekreuzt verlaufen, während VAN DEEN und STILLING finden, dass die gekreuzten und gleichseitigen Bahnen gleichstark sind, und wieder andere sich vorstellen, dass diese Bahnen zum grössten

Teil (v. Bezold, Mott) oder ganz und gar (Chauveau) ungekreuzt verlaufen. Auch Brown-Séquard selbst ist von der Annahme einer totalen Kreuzung zurückgekommen und hat zuletzt die Ansicht vertreten, dass die gekreuzte Anästhesie auf einer Hemmung beruhe, was unter anderem daraus hervorgehen sollte, dass die durch eine Hemisektion im Brustmarke bewirkte Anästhesie der hinteren Extremität verschwindet, wenn der zugehörige Ischiadicus leicht gedehnt wird.

Ich kann alle diese Angaben hier nicht näher besprechen und werde mich daher nur auf die Wiedergabe der auf ein reichhaltiges eigenes Material gestützten, von Kocher in der letzten Zeit gegebenen Darstellung beschränken. Nach dieser findet man beim Menschen nach einer Hemiläsion des Rückenmarkes auf der verletzten Seite in der That eine Hyperästhesie für Berührung und Schmerz, in vielen Fällen auch für Hitze und Kälte, ja sogar auch in den tieferen Teilen, so dass die Bewegungen der Glieder sehr schmerzhaft sind. Auf der gekreuzten Körperseite tritt eine Herabsetzung der Empfindung in der einen oder anderen Form als Regel hervor. Sie schwankt aber ihrer Intensität und Qualität nach, was offenbar von Abweichungen in der Ausdehnung der Verletzung abhängig ist. Entweder ist die Empfindung für jede Art von Gefühl völlig aufgehoben, oder ist (relativ oft) die Tastempfindung erhalten und bloss die Schmerzempfindung herabgesetzt; mit dieser ist die Empfindung von Wärme uud Kälte gewöhnlich aufgehoben.

Weder auf der verletzten noch auf der gekreuzten Seite sind aber diese Störungen der Sensibilität definitiv. Auf der verletzten Seite geht die Hyperästhesie wieder zurück, und auf der gekreuzten verschwindet die Empfindungsstörung allmählich, wenn auch die Erregbarkeit hier längere Zeit hindurch etwas herabgesetzt sein kann. Der Wiedereintritt der Schmerzempfindung kann dem Erwachen der Berührungsempfindung vorangehen, diese der Temperaturempfindung, und dabei kann das Gefühl für Wärme zuerst und das für Kälte später zurückkehren.

Diese Variationen der Symptome sind wohl auf Unterschiede hinsichtlich der Ausbreitung der Läsion zurückzuführen, und es liegt in der That nahe, mit Kocher anzunehmen, dass nur diejenigen Fälle, bei denen gekreuzt Schmerzlosigkeit (Analgesie) aber keine Aufhebung der Berührungsempfindungen besteht, als reine Hemiläsionen zu betrachten sind. Hieraus wie aus mehreren Versuchsreihen an Tieren würde dann folgen, dass sämtliche Hautempfindungen sowohl in direkten als in gekreuzten Bahnen fortgepflanzt werden.

Zahlreiche verschiedenartige Beobachtungen zeigen, dass diese Bahnen zum grössten Teil wenigstens in den Seitensträngen verlaufen. Sie gelangen zu diesen teils durch hintere Wurzelfasern, welche die graue Substanz durchsetzen und sich dann in den gleichseitigen Seitenstrang umbiegen, ohne während dieses Verlaufes mit Nervenzellen in Verbindung zu treten (Edinger); teils durch Fasern, die sich mit Nervenzellen im Hinterhorn verbinden, von welchen aus neue Bahnen entstehen, durch die vordere Kommissur auf die gekreuzte Rückenmarkshälfte übergehen und dort cerebralwärts verlaufen. Zu den letzteren Bahnen dürften vor allem diejenige der Schmerzempfindungen, sowie nach Kocher auch die der Temperaturempfindungen gehören.

Dafür, dass die Leitung der sensiblen Eindrücke aller Art zum grossen Teil wenigstens in gleichseitigen Bahnen erfolgt, sprechen auch die Versuche, welche von Gotch und Horsley über die Aktionsströme des Rückenmarkes ausgeführt worden sind (vgl. II, S. 297). Sie reizten einen Lumbalnerven und bestimmten den Aktionsstrom im unteren Teil des Brustmarkes, teils nach Durchtrennung verschiedener Rückenmarksstränge, teils bei unversehrtem Rückenmarksstück. Wenn der Aktionsstrom im letzten Falle gleich 100 gesetzt und die Stärke desselben als relatives Mass für die Zahl der ununterbrochenen, durchgehenden Fasern aufgefasst wird, so finden sich unter diesen auf der gereizten Seite im Hinterstrang 60 Proc. und im Seitenstrang 20 Proc., während die gekreuzte Hälfte nur 20 Proc. der Fasern enthält, und zwar im Hinterstrang 15 Proc. und im Seitenstrang 5 Proc.

Dem entsprechend beobachteten Gotch und Horsley bei Reizung der verschiedenen Stränge des Rückenmarkes und Ableitung der hinteren Wurzel, dass der bei weitem stärkste Ausschlag bei Reizung des gleichseitigen Hinterstranges erhalten wurde; bei Reizung des gekreuzten Hinterstranges war die Wirkung beträchtlich geringer, und noch geringer bei Reizung der Seitenstränge (an derselben und an der entgegengesetzten Seite).

Wie sind aber die in unmittelbarem Anschluss an die Hemisektion bezw. -Läsion auftretenden Störungen und ihr allmählich stattfindender Ausgleich zu erklären?

Die anfängliche Analgesie auf der gekreuzten Seite wird wohl zum Teil wenigstens dadurch bewirkt, dass sich die Leitungsbahnen der Schmerzempfindungen unter Vermittlung der Nervenzellen in der grauen Substanz kreuzen; die Rückkehr der Schmerzempfindungen wäre dann die Folge davon, dass gleichseitige Bahnen die Leitung dieser Eindrücke in grösserem Umfang übernommen haben.

Die Hyperästhesie auf der Seite der Läsion könnte möglicherweise durch eine infolge des Eingriffes entstandene entzündliche Reizung erklärt werden, wie auch ihr Verschwinden vom Verschwinden dieser Reizung bedingt sein könnte. Diese Erklärung scheint indes nicht ausreichend zu sein, denn man würde dann erwarten, dass auch Körpergebiete, welche von Nerven versorgt werden, die vor dem Orte der Läsion aus dem Rückenmark austreten, wenigstens Spuren der Hyperästhesie zeigen würden, was indes nicht der Fall ist.

Eine andere Erklärungsmöglichkeit ist von Martinotti aufgestellt worden. Wenn man an einem Kaninchen die hintere innere Abteilung des Seitenstranges von dem Ausschnitt zwischen Vorder- und Hinterhorn dem letzteren entlang bis zur Oberfläche des Markes durchschneidet, so tritt auf der operierten Seite eine Hyperästhesie ein, welche sich ganz wie die soeben beschriebene verhält und von keinerlei sensibler Lähmung begleitet ist. Hieraus zieht Martinotti den Schluss, dass der Schnitt einen Widerstand beseitigt, welcher gewisse Nerven daran verhindert, auf die nervösen Centralorgane mit der vollen Kraft zu wirken, wie es vermöge ihres jeweiligen Erregungsgrades möglich gewesen wäre, dass mit anderen Worten der Schnitt eine Bahn hemmender Nerven ausgeschaltet habe.

Weitere Beweise fehlen auch dieser Auffassung, und es ist nicht unmöglich, dass die anfängliche Hyperästhesie bei Hemiläsionen des Rückenmarkes mit den Goltz'schen Anschauungen über die Hemmungsvorgänge im centralen Nervensystem in Übereinstimmung gebracht werden könnte. Da sich nämlich verschiedene Nervenerregungen, wenn sie gleichzeitig stattfinden, unter Umständen aufheben, so könnte die Ausschaltung einer grösseren Zahl solcher Erregungen zur Folge haben, dass die noch zurückgebliebenen unbehindert von anderen Einwirkungen eine stärkere Thätigkeit im centralen Nervensystem auslösten (vgl. II, S. 284). Dass auch diese Hypothese keine sehr feste Grundlage hat, ist einleuchtend.

Endlich sucht Kocher die betreffende Erscheinung durch folgende Überlegung zu erklären. Wird die eine Rückenmarkshälfte getrennt, so wird der Hauptteil der berührungsleitenden Fasern mitgetrennt. Die gekreuzten Fasern müssen also die Leitung der Erregung allein übernehmen. Diese haben aber zum grössten Teil indirekte Leitung,

indem sie die graue Substanz passieren, welche als Summationsorgan wirkend die Berührungsempfindung zur Schmerzempfindung steigert. Berührung wird also zunächst als Schmerz empfunden, bis die Leitung der Berührungsempfindung von gekreuzten sensiblen Bahnen, welche nicht in der grauen Substanz unterbrochen sind, übernommen wird. Damit stimmt überein, dass im Beginn einer einseitigen Affektion Anästhesie und bei völliger Zerstörung Hyperästhesie auftreten kann.

Litteratur. Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 65, 1897. — Exner, Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen. I. Leipzig und Wien 1894. — Goltz, Beiträge zur Lehre v. d. Funktionen der Nervencentren des Frosches. Berlin 1869. — Goltz und J. R. Ewald, Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 63, 1896. — Gotch und Horsley, Philosophical Transactions, Bd. 182, B; 1891. — Kocher, Mitteilungen aus den Grenzgebieten der Medicin und Chirurgie, Bd. 1, 1896. — Langley, Journal of physiology, Bd. 16, 1894. — Leyden und Goldscheider, Erkrankungen des Rückenmarkes und der Medulla oblongata. Wien 1895—1897. — Ludwig's Arbeiten 1866 bis 1890. — Vulpian, Leçons sur la physiologie du système nerveux. Paris 1866.

DREIUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Die Physiologie des Hirnstammes.

§ 1. Allgemeine Übersicht.

Die vom Rückenmark ausgehenden und in dasselbe eintretenden Nerven sowie die Centren im Rückenmark stehen in vielfacher Beziehung unter dem Einfluss der verschiedenen Teile des Gehirns. Obwohl es sich unschwer nachweisen lässt, dass sogar die Grosshirnrinde auf Verrichtungen einwirkt, welche von unserem Willen ganz unabhängig sind, und es also nicht in Frage gestellt werden kann, dass die höchsten Teile des centralen Nervensystems ihren Einfluss auf sämtliche Organe des Körpers ausüben können, so hat indes die Erfahrung gelehrt, dass die Bedeutung dieses Einflusses bei den verschiedenen Gehirnabschnitten eine sehr verschiedene ist, und wir müssen daher denselben für verschiedene Verrichtungen eine sehr verschiedene Dignität zuschreiben. Angesichts der umfassenden Aufgaben des Gehirns bei unseren körperlichen und geistigen Leistungen und der davon bedingten ungemein vielfachen Zusammenknüpfung centripetaler und centrifugaler Nervenbahnen ist es selbstverständlich, dass der Bau des Gehirns ausserordentlich verwickelt sein muss. Dadurch entstehen sowohl für die anatomische als auch für die physiologische und klinische Forschung sehr grosse Schwierigkeiten, welche man bis jetzt nur sehr unvollkommen hat überwinden können. Unsere Kenntnisse von den Leistungen des Gehirns und seiner verschiedenen Abschnitte sind daher noch sehr mangelhaft und die Angaben in vielen der wichtigsten Punkte einander widersprechend. Mehr als in den meisten anderen Teilen der Physiologie wird daher die Darstellung hier eine ziemlich schematische sein müssen.

a. Methodisches.

Die Methoden, welche bei der Untersuchung über die Verrichtungen des Gehirns verwendet werden können, sind im allgemeinen denjenigen analog, die wir schon beim Studium des Rückenmarkes kennen gelernt haben, also die anatomische Untersuchung über den Bau des Gehirns, die künstliche Reizung, Durchtrennung oder Exstirpation

verschiedener Hirnteile, die klinische Beobachtung kranker Menschen mit nachfolgender Sektion u. s. w. Die zu überwindenden Schwierigkeiten sind aber, wegen der grossen Kompliciertheit des Gegenstandes, hier noch viel grösser als bei den entsprechenden Untersuchungen am Rückenmark. Die nach der experimentellen Durchtrennung oder Exstirpation eines Gehirnteiles auftretenden Störungen sind anfangs immer grösser als später und gehen allmählich mehr oder weniger vollständig zurück. Diese Zurückbildung kann teils dadurch bedingt sein, dass andere Teile des centralen Nervensystems die Aufgabe des ausgeschalteten Teiles übernommen haben, wie wir dies ja bei der Ausschaltung gewisser centripetaler Erregnngen beobachten konnten (vgl. II, S. 113), teils auch davon abhängen, dass die anfängliche Störung lediglich die Folge der durch den Eingriff hervorgerufenen Cirkulationsstörungen oder des denselben begleitenden sogen. Shocks ist, d. h. einer durch den gewaltsamen Eingriff erzeugten Wirkung auf entfernte Teile des centralen Nervensystems, und also beim allmählichen Aufhören derselben verschwindet. Es ist ganz unzweifelhaft, dass bei jeder Operation am Gehirn eine derartige Shockwirkung stattfindet; auf der anderen Seite kann aber auch das erste Erklärungsprinzip nicht in Abrede gestellt werden. Es bietet zuweilen sehr grosse Schwierigkeiten dar, die gegenseitige Bedeutung dieser beiden Möglichkeiten in einem gegebenen Falle bestimmt zu entscheiden. Nur soviel lässt sich immer aussagen, dass eine Verrichtung, welche nach Ausschaltung eines bestimmten Gehirnteils nicht definitiv aufgehoben wird, nicht ausschliesslich wenigstens von diesem Gehirnteil beherrscht ist, sowie dass ein einziges positives Ergebnis hier von viel grösserer Bedeutung ist als noch so viele negative dies sein können.

Die Durchtrennung oder Exstirpation eines Gehirnteils hat ausserdem mit der Schwierigkeit zu kämpfen, dass gar zu leicht die Ausdehnung der Läsion zu gering oder zu gross wird, was natürlich die Ergebnisse vielfach trüben muss. Besonders bei Operationen am Gehirnstamm ist dieser Übelstand von grosser Bedeutung. Eigentlich sollten die Resultate einer solchen Operation immer durch eine sorgfältige anatomische Untersuchung kontrolliert werden — was aber durchaus nicht immer geschehen ist.

Bei einigen Gehirnteilen, wie besonders bei der Grosshirnrinde ist es verhältnismässig leicht, die künstliche, gewöhnlich elektrische Reizung tadelfrei auszuführen; bei anderen werden aber die Resultate gar zu leicht durch Stromschleifen unsicher gemacht, und bei den tieferen Teilen des Gehirns ist sie ohne durchgreifende Operationen überhaupt kaum möglich.

Die vergleichende Physiologie zeigt ganz entschieden, dass die Bedeutung der verschiedenen Gehirnteile bei verschiedenen Wirbeltieren nicht unerhebliche Verschiedenheiten darbietet. Unter solchen Umständen ist es nicht angezeigt, die an Tieren gemachten Erfahrungen ohne weiteres auf den Menschen zu übertragen, und es ist daher in hohem Grade wichtig, entsprechende Erfahrungen am Menschen zu gewinnen. Die verschiedensten Gehirnerkrankungen beim Menschen liefern uns das zu diesem Zwecke notwendige Material und vervollständigen in vielerlei Beziehungen unsere durch Tierversuche gewonnenen Kenntnisse.

Die Verwertung dieses Materials zu dem vorliegenden Zwecke muss indes mit grosser Vorsicht und unter Berücksichtigung bestimmter Prinzipien stattfinden. Eine Geschwulst sitzt irgendwo im Gehirn, und es erscheinen allerlei Störungen in den körperlichen oder geistigen Verrichtungen des Kranken. Man ist aber nicht berechtigt, daraus ohne weiteres zu schliessen, dass die betreffenden Störungen gerade von der Stelle des Gehirns herrühren, welche durch die Geschwulst möglicherweise zerstört ist, denn es kann der Fall sein, dass die Geschwulst den intrakraniellen Druck erhöht und dadurch Störungen in den Leistungen weit entfernter Gehirnteile indirekt hervorgerufen hat. — Oder es tritt eine plötzliche Blutung im Gehirn ein, der Kranke zeigt verschiedene schwere Störungen und stirbt innerhalb einiger Stunden. Dann ist es nicht gesagt, dass diese Störungen allein von der durch die Blutung zerstörten Gehirnstelle herrühren, sie sind vielmehr ganz sicher zum Teil das Resultat der Shockwirkung und wären ohne Zweifel zu einem gewissen Grade zurückgegangen, wenn der Kranke länger am Leben geblieben wäre.

Nur aus solchen Fällen, bei welchen keine Steigerung des intrakraniellen Druckes stattgefunden und der Kranke genügend lange nach Auftreten der Läsion gelebt hat, können also physiologisch wichtige Schlüsse gezogen werden.

Diese Andeutungen betreffend die bei der Untersuchung über die Verrichtungen des Gehirns zu befolgenden Prinzipien mögen für eine allgemeine Auffassung des Gegenstandes genügen. Bei der Darstellung der Physiologie der einzelnen Gehirnteile werde ich Gelegenheit haben, diese Grundsätze mehr im einzelnen zu erörtern.

b. Die Einteilung des Gehirns.

Den fünf primären Hirnblasen entsprechend wird das Gehirn in fünf untereinander vielfach zusammenhängende Abschnitte geteilt, nämlich von hinten nach vorn: Nachhirn, Hinterhirn, Mittelhirn, Zwischenhirn und Endhirn, deren Abstammung und Zusammensetzung nach Mihalkovicz und Schwalbe aus folgender Tabelle ersichtlich ist:

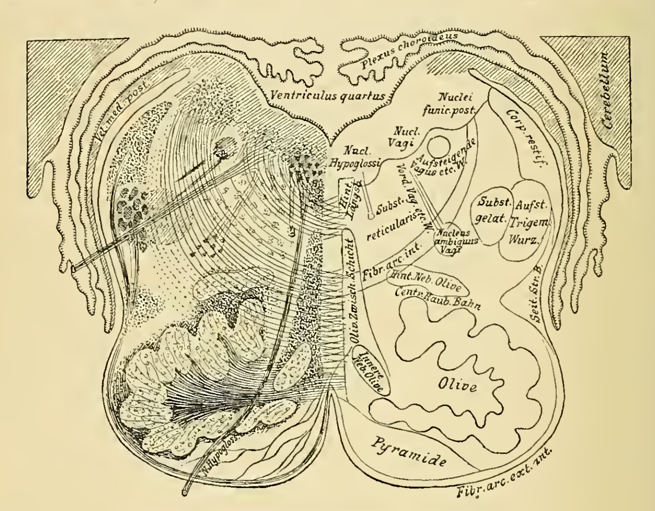
Primäre Hirnteile	Das ausgebildete Gehirn			
	Boden	Decke	Seitenteile	Hohlraum
1. Nachhirn	Kopfmark (verlängertes Mark)	Membrana tectoria ventriculi quarti	Pedunculi cerebelli	Vierte Hirnkammer
2. Hinterhirn	Hirnbrücke	Velum medullare posterius Kleinhirn Velum medullare anterius	Crura cerebelli ad pontem Processus cerebelli ad cerebrum	
3. Mittelhirn	Grosshirnschenkel Lamina perforata posterior	Vierhügel	Laqueus Brachia conjunctiva Corpus geniculatum mediale	Aquaeductus Sylvii
4. Zwischenhirn	Corpora candicantia Tuber cinereum cum infundibulo Chiasma nervorum opticorum	Commissura posterior Glandula pinealis Membrana tectoria ventriculi tertii	Sehhügel	Dritte Hirnkammer
5. Endhirn	Lamina perforata anterior Lobus olfactorius Insula mit Nucleus caudatus und lentiformis	Mantelteil der Grosshirn-Hemisphären Corpus callosum Commissura anterior Fornix Septum pellucidum		Seitenkammer

Die aus den vier distalen primären Hirnblasen hervorgegangenen Gehirnteile werden dem aus dem End- oder Vorderhirn entwickelten Grosshirn gegenüber gemeinschaftlich als Hirnstamm bezeichnet.

§ 2. Das Kopfmark (Medulla oblongata).

Das aus dem Nachhirn hervorgegangene Kopfmark erstreckt sich vom oberen Ende des Rückenmarkes bis zu dem hinteren Rande der Brücke und reicht an der dorsalen Seite etwa bis zum Abgang der Recessus laterales des IV. Ventrikels. Die Länge des Kopfmarkes beträgt auf der ventralen Seite 20—24 mm, auf der dorsalen 24—26 mm.

Die physiologische Bedeutung des Kopfmarkes liegt vor allem darin, dass hier die im Rückenmark verlaufenden centripetalen und centrifugalen Bahnen in einer noch viel umfassenderen Weise, als dies im Rückenmark selbst der Fall ist, untereinander sowie ausserdem mit cerebralen Nerven



Figur 164. Schnitt durch das Kopfmark. Nach Edinger.

und Leitungsbahnen in Verbindung gebracht werden. Hierdurch werden die aus dem Rückenmark austretenden centrifugalen Nerven in einem viel erheblicheren Grade, als dies durch das Rückenmark an sich möglich ist, zu einer geordneten, gemeinschaftlichen Thätigkeit zusammengefasst, was für die Leistungen des Körpers von durchgreifender Bedeutung ist.

Unter den Centren, welchen das Kopfmark diesen Einfluss verdankt, sind in erster Linie das Gefässcentrum und das Atmungscentrum zu nennen. Ich habe schon früher ihre physiologische Aufgabe und Wirkungs weise dargestellt (vgl. I, S. 213 und 306). Hierher gehört ferner das Brechcentrum (I, S. 271), durch welches die beim Brechakt beteiligten Muskeln zur gemeinschaftlichen Wirkung angeregt werden.

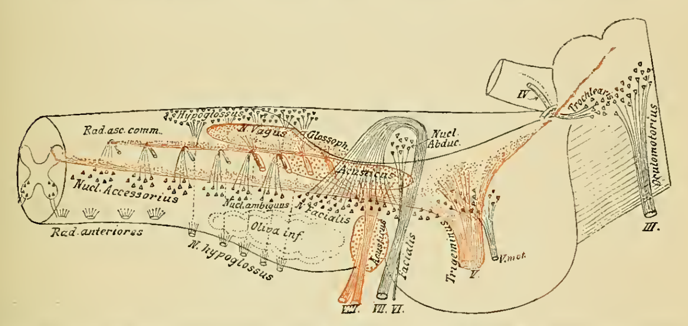
Es ist sehr wahrscheinlich, dass auch für mehrere andere Verrichtungen, welche, wie z. B. die Gefässerweiterung, das gesetzmässige Zusammenwirken zahlreicher

Rückenmarksnerven erfordern, die Centren im Kopfmarke liegen; experimentelle Beweise dafür sind jedoch noch nicht beigebracht.

Wenn eine gewisse Stelle des Kopfmarkes mit einem stechenden Instrument lädiert wird, so bekommt das Tier Diabetes (Zuckerstich von Bernard). Der hierbei stattfindende Mechanismus ist uns allerdings gänzlich unbekannt, so viel aber dürfte aus dieser Beobachtung jedenfalls zu schliessen sein, dass das Kopfmark bei der Regulation der Processe, durch welche die physiologische Umsetzung der Kohlehydrate stattfindet, eine wesentliche Rolle spielt.

Obgleich bei den höheren Wirbeltieren das Kopfmark, so viel jetzt bekannt, an sich es nicht vermag, die bei den Lokomotionsbewegungen notwendige Koordination der Skelettmuskeln zuwege zu bringen, erscheinen jedoch ausgebreitete motorische Effekte sowohl bei reflektorischer als bei automatischer Reizung unter seiner Mitwirkung leichter als beim isolierten Rückenmark, und es lässt sich wenigstens denken, dass dieser Einfluss des Kopfmarkes auf die Skelettmuskeln für ihre Leistungen bei der Wärmeregulation des Körpers nicht ohne Bedeutung sein dürfte.

Diejenigen Teile des Kopfmarkes, durch welche die bis jetzt besprochenen und andere entsprechende Associationen bewirkt werden, haben wir, wie



Figur 165. Die Lage der Hirnnervenkerne. Nach Edinger. Das Kopfmark und die Brücke durchsichtig gedacht. Die Ursprungskerne der centrifugalen Nerveu sind schwarz, die Endkerne der sensiblen Nerven rot.

Edinger bemerkt, wahrscheinlich in den Gruppen von multipolaren Nervenzellen zu suchen, welche in der Substantia reticularis des Kopfmarkes zerstreut sind und von Bechterew als Nucleus reticularis tegmenti bezeichnet werden (vgl. Fig. 164).

Eine noch höhere physiologische Dignität bekommt das Kopfmark dadurch, dass es die Ursprungskerne vieler centrifugalen Gehirnnerven, sowie die Endkerne enthält, um welche sich die centralen Endigungen vieler centripetalen Gehirnnerven aufsplittern. Die betreffenden Nerven (vgl. Fig. 165), sind von unten nach oben der Hypoglossus, Accessorius, Vagus, Glossopharyngeus, Acusticus, Facialis und Trigeminus — von welchen die drei letzten mit ihren Kernen allerdings nur zum Teil dem eigentlichen Kopfmark angehören.

Die in diesen Nerven enthaltenen centrifugalen Nervenfasern versorgen die verschiedensten Organe des Körpers und zwar besonders solche, deren Leistungen für die vegetativen Verrichtungen am wichtigsten sind

(Zunge; Speicheldrüsen, Schlundkopf, Speiseröhre, Magen und Darm; Kehlkopf, Luftröhre und Lungen; Herz und verschiedene Gefässe). Die entsprechenden centripetalen Nervenfasern übertragen dem Kopfmark Erregungen von dem inneren Ohr, der Gesichtshaut, der Mundhöhlenschleimhaut inkl. der Zunge, dem Schlundkopf, der Speiseröhre, dem Magen und dem Darm, dem Kehlkopf, der Luftröhre und den Lungen, dem Herzen, welche Erregungen bei der Regulierung der in diesen und anderen Organen stattfindenden wichtigen Verrichtungen einen grossen und bedeutungsvollen Einfluss ausüben.

Aus dem hier Mitgeteilten folgt, dass das Kopfmark auf folgende Verrichtungen wenigstens einen massgebenden Einfluss ausübt: Speichelabsonderung, Zungenbewegungen, Schlucken, Magen und Darmbewegungen, Erbrechen, Magensaft- und Bauchspeichelabsonderung; Stärke und Frequenz der Herzschläge, den Gefässtonus und die Blutverteilung im Körper; die Atembewegungen und die Bewegungen des Kehlkopfes; sowie zu einem gewissen Grade wenigstens auch die Wärmeregulation, sowohl durch seine Einwirkung auf die Blutgefässe, als auch durch seinen Einfluss auf die Skelettmuskeln; kurz die Cirkulation, die Verdauung, die Atmung und die Wärmeregulierung sind alle in einem jedenfalls sehr erheblichen Grade vom Kopfmark abhängig.

Einige von den hier kurz erwähnten Leistungen sind allerdings verhältnismässig einfach und, wie z. B. die reflektorische Speichelsekretion, den einfacheren Rückenmarksreflexen ganz gleichzustellen. Andere aber, und zwar die meisten, sind sehr komplicierter Art, wie ein näheres Studium der Vorgänge beim Schlucken, bei der Atmung und bei der Verteilung des Blutes nach verschiedenen Organen ohne weiteres ergiebt.

Ferner zeigt die Erfahrung, dass die centripetalen Nerven des Kopfmarkes nicht allein auf die dem entsprechenden Organ oder Organsystem angehörigen centrifugalen Nerven einwirken, sondern ihr Einfluss erstreckt sich auch auf andere Organsysteme. So werden z. B. beim Schlucken die Herzschläge zuerst beschleunigt, um nachher unterhalb der früheren Frequenz herabzusinken; der Gefässtonus nimmt ab; die exspiratorischen Atempausen dauern länger; die Wehen der Gebärmutter werden schwächer oder hören sogar auf; das Schluchsen wird durch wiederholtes Schlucken aufgehoben (Kronecker und Meltzer).

Wenn wir nun noch bedenken, dass das Kopfmark die Leitung der centripetalen Erregungen vom Rückenmark nach den höheren Gehirnteilen sowie die der centrifugalen Impulse von diesen nach jenem zu besorgen hat, so ist es unschwer zu verstehen, dass das Kopfmark ein für das Leben unbedingt notwendiges Organ darstellt, dessen Ausschaltung sofort den Tod herbeiführt. Der Tod wird dabei in erster Linie durch Aufhören der Atembewegungen verursacht, kann aber durch künstliche Atmung verzögert werden. Diese genügt aber doch nicht, um das Leben zu erhalten, denn die sonstigen Störungen, vor allem in der Wärmeregulierung, bewirken, dass der Körper innerhalb einer verhältnismässig kurzen Zeit dennoch zu Grunde geht.

Auf der anderen Seite lässt es sich darthun, dass sogar ein Säugetier, wenn nur das Kopfmark in ununterbrochenem Zusammenhang mit dem Rückenmark stehen bleibt, die Durchschneidung des Gehirns an der oberen Grenze des Kopfmarkes verträgt, ohne dass dadurch das Leben in unmittelbare Gefahr kommt und ohne dass künstliche Atmung oder etwas derartiges dazu nötig ist. Da ein solches Tier aber keine Lokomotionsbewegungen macht und auch keine Nahrung aufnehmen kann, ist es natürlich nicht möglich, dasselbe eine längere Zeit am Leben zu erhalten.

Beim Frosche, wo der Bedarf an Nahrung wegen der geringen Intensität der Verbrennung viel geringer ist, und wo das absolute Hungern daher viel länger ertragen wird, ist es in der That gelungen, sämtliche vor dem Kopfmark, einschliesslich des Kleinhirns und des von ihm bedeckten vordersten Teiles des Kopfmarkes liegenden Gehirnteile auszuschalten und dennoch die Thiere bis zu 4 Monaten am Leben zu erhalten. Da diese Beobachtungen, welche wir Schrader verdanken, die Bedeutung des Kopfmarkes in einer sehr interessanten Weise aufklären, werde ich dieselben hier kurz wiedergeben.

Bei ruhigem Hocken hält das Tier die Gliedmassen nicht so sorgfältig, wie ein normales Tier. Der Kopf bildet mit dem Rumpf einen stumpfen Winkel. Übrigens leiden die Tiere an einem unwiderstehlichen Bewegungstrieb und kriechen unermüdlich und vollkommen koordiniert umher, bis sie in irgend einem Winkel sich festsetzen. In den Ecken des Gefässes können sie längs einer 18 cm hohen vertikalen Wand hinaufklettern; wenn sie den Rand des Gefässes erreichen, stürzen sie auf der anderen Seite hinab. Die Art der Bewegung ist im allgemeinen kriechend oder schreitend. Nur selten machen die Tiere bei künstlicher Reizung einen wirklichen Sprung. Das Schwimmen ist pudelnd und die frühere Eleganz der Schwimmbewegungen verschwunden.

Die Tiere haben natürlich keine Gesichtsempfindungen mehr und können also auch nicht nach einer Beute schnappen. Bei Reizung des Maules mit einem Finger greift aber das Tier mit den Vorderbeinen und dem Maul den Finger und sucht ihn hinabzuschlucken; da dies nicht gelingt, wird unter Zuhilfenahme der Vorderbeine der Finger wieder aus dem Maule herausgetrieben.

Wenn auch das Kopfmark angeschnitten wird, so werden die Störungen umfangreicher und zwar in einem um so höheren Grade, je tiefer gegen das Rückenmark der Schnitt erfolgt. Die Körperhaltung wird immer weniger ordentlich, die Gliedmassen werden nicht in ihrer normalen Lage gehalten, nach jeder Bewegung wird die Ruhestellung nur langsam und nicht immer vollständig eingenommen. Jedoch gelingt es, durch zweckmässige reflektorische Reizung das Tier in eine annähernd normale Haltung zu bringen. — Der Bewegungstrieb ist herabgesetzt, und „spontane", d. h. ohne äussere Reize stattfindende Lokomotionen erfolgen selten; sie sind auch ungeschickter, jedoch fortfahrend vollkommen koordiniert, und man kann das Kopfmark bis zu der Spitze des Calamus scriptorius fortnehmen, ohne dass die Koordination aufhört.

Je mehr sich der Schnitt von der Spitze des Calamus scriptorius aus dem Ursprung des Plexus brachialis nähert, um so augenfälliger wird die Beeinträchtigung der Leistungsfähigkeit der Vorderbeine; das Tier ruht jetzt ganz auf dem Bauch. Reizt man es in der Mittellinie, etwa am After, so schleudern die Hinterbeine durch kräftigen Stoss den Körper vorwärts. Die vorderen Extremitäten beteiligen sich noch durch unzulängliche und eigentümlich zitternde Bewegungen. Eine koordinierte Fortbewegung kommt also nicht mehr zu stande.

§ 3. Das Hinterhirn.

Die wichtigsten Teile des Hinterhirns sind das Kleinhirn und die Brücke. Ersteres steht durch seine drei Schenkel sowohl mit dem Rückenmark und Kopfmark, als auch mit den höheren Teilen des Gehirns in vielfacher

Verbindung, und zwar werden durch die daselbst verlaufenden Bahnen sowohl Erregungen dem Kleinhirn zugeführt, als auch Impulse vom Kleinhirn abgegeben. Über den Verlauf dieser Verbindungsbahnen vergleiche die anatomischen Handbücher.

a. Das Kleinhirn.

Das Kleinhirn enthält Nervenzellen teils in seiner grauen Rinde, teils in den in seinem Inneren befindlichen grauen Kernen. Die verschiedenen Kerne stehen durch Associationsfasern mit der Kleinhirnrinde in Verbindung, und die verschiedenen Abteilungen der letzteren werden durch andere Associationsfasern in einer mannigfachen Weise untereinander verbunden.

Bei Tieren, an welchen das Kleinhirn exstirpiert wird, sowie bei Menschen, die an einer umfangreichen Zerstörung des Kleinhirns leiden, beobachtet man verschiedene, charakteristische Störungen. Zu diesen gehören indes weder eine motorische, noch eine sensible Lähmung irgend welcher Art. Daraus können wir schliessen, was übrigens auch die anatomischen Erfahrungen über die Verbindungen des Kleinhirns mit den übrigen Teilen des centralen Nervensystems ergeben, dass *das Kleinhirn kein Glied in der grossen Leitungsbahn zwischen den höheren Gehirnteilen und dem Kopfmark, bezw. dem Rückenmark darstellt, sondern dass es ein abgezweigtes, für sich bestehendes System ist, welches einerseits auf die übrigen Teile des centralen Nervensystems einwirkt und andererseits von ihnen beeinflusst wird.*

Die Ausschaltung des Kleingehirns gefährdet an sich nicht das Leben, und das Kleinhirn ist also kein unumgänglich notwendiges Organ, obgleich es nichtsdestoweniger einen durchgreifenden Einfluss auf gewisse Verrichtungen des Körpers ausübt.

Die künstliche Reizung des Kleinhirns übt bei den Fischen nach Steiner keine Wirkung aus. Bei höheren Tieren (Affen) hat Ferrier durch elektrische Reizung Bewegungen der Augen, des Kopfes und der Extremitäten erzielt. Erstere sind associierte Drehungen der beiden Augen, welche je nach dem Ort der Reizung in verschiedener Richtung (nach unten, oben, links, rechts) stattfinden. Wenn der Kopf frei ist, so bewegt er sich in derselben Richtung als die Augen. Die Bewegungen der Extremitäten treten auf der gereizten Seite auf.

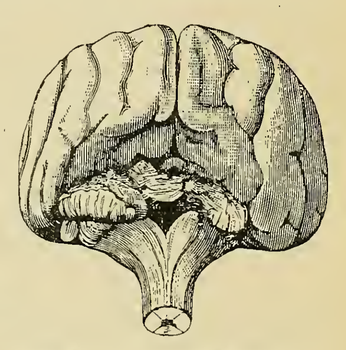
Aus den vorliegenden Erfahrungen über die Wirkung der künstlichen Reizung des Kleinhirns lassen sich indes keine weitergehenden Schlussfolgerungen bezüglich seiner Verrichtungen und seiner Aufgabe ziehen, und wir sind zu diesem Zwecke vor allem auf Studien über die *bei Kleinhirnläsionen auftretenden Störungen* hingewiesen.

Das bei gewissen *Fischen* so mächtig entwickelte Kleinhirn kann entfernt werden, ohne dass deutliche Bewegungs- oder Gleichgewichtsstörungen erscheinen, nur schwanken die Tiere während der Bewegung ganz leicht nach der Seite. Je besser die Operation gelungen ist, um so geringfügiger sind diese Schwankungen und werden innerhalb eines Tages schon auf ein Minimum reduciert. Auch nach einseitiger Abtragung des Kleinhirns kommt es zu keinen Bewegungsstörungen (Steiner).

Beim Frosch unterscheiden sich nach Exstirpation des nur wenig entwickelten Kleinhirns Haltung und Sprung in nichts von denen des normalen Frosches. Bringt man das Tier ins Wasser, so verhält es sich wie ein normales Tier und schwimmt vollkommen koordiniert. Wenn es aber auf den Rand des Bassins springt, so bemerkt man, dass es häufig zu kurz oder zu lang springt, also den Rand entweder nicht erreicht oder über denselben hinweg ins Zimmer springt. Wenn es weiterhin durch einen Sprung das Ufer erreicht hat, so lässt es häufig einen grösseren oder kleineren Teil des Hinterkörpers frei über den Rand hinausschweben, während ein normaler Frosch auf dem Rande nicht früher zur Ruhe kommt, als bis er unter allen seinen Körperteilen feste Unterlage hat. Die nach der Kleinhirnabtragung auftretenden Symptome sind also nur wenig auffallend (Steiner).

Bei entsprechenden Operationen an höheren Wirbeltieren hat man konstatiert, dass dabei nur dann Schmerz erzeugt wird, wenn das Kopfmark oder die Brücke lädiert wird.

Schon Rolando, Magendie und Flourens konstatierten nach Operationen am Kleinhirn Bewegungsstörungen, deuteten sie aber in verschiedener Weise. Durch die folgenden, sehr zahlreichen, hierher gehörigen Arbeiten wurden diese Störungen konstatiert und ihre Ursache näher analysiert.



Figur 166. Fast vollständige Exstirpation des Kleinhirns beim Hunde. Nach Luciani.

Ich bin indes nicht in der Lage, diese Untersuchungen hier erörtern zu können, sondern muss mich darauf beschränken, für die folgende Darstellung einige diesbezüglichen Arbeiten der letzten Zeit zu Grunde zu legen.

Um die Vorstellung über die nach Ausschaltung des Kleinhirns auftretenden Erscheinungen zu erleichtern, teile ich in erster Linie nach Luciani die Krankengeschichte eines Hundes mit, an welchem, laut der Sektion, rechts ein wenig wichtiges Stück Kleinhirnsubstanz, links die ganze untere äussere Portion verschont geblieben war (Fig. 166). Die Exstirpation fand in drei Séancen statt, und die folgende Beschreibung bezieht sich nur auf die nach der letzten Operation am 13. August 1883 auftretenden Erscheinungen.

In der ersten Zeit nach der Operation ist das Tier unvermögend sich aufzurichten, am Rücken gehoben, biegt es die Wirbelsäule stark nach links, und die Vorderbeine geraten in tonische Extension. Diese Kontraktur steigert sich, und es beteiligen sich auch die Hinterbeine, wenn es die vier Extremitäten in gerader Stellung auf den Fussboden aufsetzen will. Das Tier frisst und säuft von selbst, wenn der Kopf gegen die Mauer gestützt ist. In ein Bassin mit Wasser geworfen, hebt es schnell den Kopf aus dem Wasser und überschlägt sich nach hinten. Bald aber gewinnt es sein Gleichgewicht und schwimmt in normaler Lage, den Kopf über Wasser. Am Rand angelangt, versucht es hinaufzuklettern und überschlägt sich rückwärts, bringt sich indes bald wieder in die normale aufrechte Lage. Mitunter taucht der Kopf bei gewissen Wendungen unter, bald jedoch wird er wieder emporgehoben, und das Tier versetzt sich in vollkommene Gleichgewichtslage.

Etwa in der zweiten Woche fangen diese Symptome an abzunehmen. Bringt man das Tier in aufrechte Stellung und die vier Beine in Abduktion, so dass es auf breiter Basis ruht, und es dann sich selbst überlässt, so bleibt es einige Sekunden gerade stehen, während dessen der Rumpf von vorn nach hinten oscilliert, anfangs leicht, danach immer stärker, bis das Tier auf seine linke Hinterbacke fällt. — Die oben erwähnten Kontrakturen lassen allmählich nach, das Tier vermag sich aber nur auf seine Vorderbeine zu erheben. Es zeigt eine hochgradige Muskelerschlaffung, besonders eine ausserordentliche Schwäche der Hinterbeine.

Allmählich gewinnt das Tier mehr Energie in seinen Bewegungen, erst aber am 24. September beginnt es, sich auf allen Vieren aufzurichten und Schritte zu machen, indem es sich an die Mauer stützt. Etwa 10 Tage später macht es Schritte, ohne sich an die Mauer zu stützen, und das Gehvermögen bessert sich von nun an immer mehr. Am 31. Oktober ist über den Gang des Tieres folgendes aufgezeichnet: brüske, fast veitstanzähnliche Bewegungen, gesenkter Kopf, leicht konvexer Rücken, sehr auffällige Seitenbewegungen der Wirbelsäule, abnormes Heben und Abducieren der Vorderbeine, Bewegungen der Hinterbeine nicht in Übereinstimmung mit denen der Vorderbeine, häufiges Fallen auf glattem Boden, seltener auf rauhem Boden. Bemerkenswert ist die enorme Anstrengung, mit der das Tier geht, und die sich in der Dyspnoe, im Herausstrecken der Zunge und in dem Bedürfnis zum Ausruhen nach kurzer Wegstrecke äussert. — In das Bassin geworfen, schwimmt das Tier gut und kraftvoll und setzt sich rasch ins Gleichgewicht.

Am 11. Januar 1884 ist unter anderem erwähnt, dass das Tier in aufrechter Stellung nicht einen Augenblick völlig unbeweglich verbleiben kann. Höchstens steht es einige Minuten bei starker Abduktion auf allen vier Beinen, während es mit dem Rumpf von vorn nach hinten wackelt, bis es sich entweder zum Gehen oder zum Niederlegen entschliesst. Wenn es geht, zeigt das Tier das vollständigste Bild von Ataxie. Die Koordination seiner Bewegungen ist allerdings sehr häufig normal, jedesmal wird jedoch die regelmässige Koordination besonders bei Wendungen oder bei schnellerem Gange dadurch unterbrochen, dass einer der Hinterfüsse ausrutscht, infolgedessen der Hinterteil des Tieres sich senkt und dadurch entweder ein Hinfallen oder doch ein Hindernis, ein momentanes Stocken der Koordination zwischen den Bewegungen des Vorder- und Hinterleibes veranlasst. Bei der Bewegung und dem Aufsetzen der einzelnen Extremitäten wird an jeder ein abnormes Hochheben vom Boden bemerkt. Ferner leichte Schwingungen der Wirbelsäule von oben nach unten u. s. w. Lockt man das Tier an sich heran, so mehren sich die Seitenschwankungen der Wirbelsäule, das Ausgleiten, Stocken und Hinfallen wird häufiger und der von dem Tier in der Zeiteinheit durchmessene Raum nicht grösser.

Die Folge seiner Art zu gehen ist, dass das Gehen langsamer und mit einem grösseren Aufwand von Kraft als bei einem normalen Tiere stattfindet, was zu einer ausserordentlichen Ermüdung und einer geringen Ausdauer führt.

Die nach Ausschaltung des Kleinhirns auftretenden Störungen gleichen sich also allmählich in einem gewissen Grade aus, und was davon nach Monaten noch zurückbleibt, dürfte man wohl als wirkliche Ausfallserscheinungen aufzufassen haben. Luciani fasst diese als Asthenie, Atonie und Astasie zusammen, und zwar versteht er unter Asthenie die Erscheinung, dass die willkürlichen Muskelbewegungen mit einem geringeren Aufwand von Energie als normal ausgeführt werden; unter Atonie die Symptome einer verminderten elastischen Spannung der ruhenden Muskeln und ein ungewöhnliches Bestreben thätiger Muskeln zu vorzeitiger oder unerwarteter Abspannung, sowie unter Astasie die Gesamtheit der Erscheinungen, die als Zittern, unterbrochene Muskelkontraktionen, Schwanken, Wanken oder Unsicherheit der Bewegungen sich äussern und ein unvoll-

kommenes Verschmelzen der Zuckungen, eine gewisse Haltlosigkeit der Körperstellung und einen Mangel in dem zeitlichen Verlauf der Muskelkontraktionen anzeigen.

Es wurde von mehreren Autoren beobachtet, dass bloss asymmetrische Läsionen des Kleinhirns motorische Störungen hervorzubringen vermögen und dass die symmetrischen, gleichviel ob sie umfänglich sind oder nicht, latent bleiben oder nur leichtere Störungen bewirken. Nach den Erfahrungen Luciani's ist dies indessen nicht ganz der Fall. Wenn der Mittellappen *(Vermis)* mehr oder weniger vollständig exstirpiert wird, so tritt im unmittelbaren Anschluss an die Operation ein tonischer Krampf der Vorderbein- und Nackenmuskeln auf, der eigentlich nur dann erscheint, wenn die Tiere Willensakte zu vollziehen trachten. Sie gehen in einigen Tagen vorüber und dann treten die Ausfallserscheinungen deutlich zum Vorschein, welche derselben Art, wenn auch weniger ausgeprägt sind, als die soeben, nach der fast vollständigen Ausschaltung des Kleinhirns beschriebenen. Diese Störungen kamen hier wahrscheinlich in allen Muskeln vor, erschienen aber schärfer in bestimmten Muskelgruppen, namentlich an den hinteren Gliedmassen. Bei Tieren, wo die Exstirpation des Wurmes vollkommen symmetrisch gelungen war, verteilten sich die Ausfallserscheinungen vollkommen symmetrisch auf die Muskeln der beiden Körperhälften, während bei asymmetrischer Exstirpation die Erscheinungen der einen oder anderen Seite stärker ausgesprochen waren.

Diese Störungen wurden allmählich mehr oder weniger vollständig kompensiert und in gewissen Fällen so weit, dass das Tier kaum von einem gesunden zu unterscheiden war. Die Art der Kompensation werden wir später erörtern.

Bei vollständiger halbseitiger Exstirpation des Kleinhirns, sagen wir auf der rechten Seite, erscheinen während der ersten Zeit nach der Operation Rotation um die Längsaxe des Tieres von rechts nach links, Schielen nach derselben Richtnng, Nystagmus[1]), spiralförmige Drehung der Wirbelsäule oder wenigstens ihrer Halsgegend, Krümmung des Rückgrates nach rechts, tonische Extension der vorderen und bisweilen der hinteren Extremität derselben Seite.

Nach dem allmählich stattfindenden Verschwinden dieser Erscheinnngen bemerken wir als Ausfallserscheinungen wieder den Symptomenkomplex von Asthenie, Atonie und Astasie; hierbei sind vorzugsweise die Mnskeln der operierten Seite betroffen und zwar so stark, dass die Tiere länger als einen Monat am Aufrechtstehen und Gehen ohne Stütze verhindert sind. Im weiteren Verlauf entwickelten sich die Erscheinungen der funktionellen Kompensation, wodnrch das Hinfallen vermieden und das Gleichgewicht beim Gehen und Schwimmen erhalten wurde. Jedoch blieben noch viele Monate nach der Operation zahlreiche Ausfallserscheinungen deutlich wahrnehmbar.

---

[1]) Hin- und hergehende Bewegungen der beiden Augen.

Beim Menschen hat man vielfach Fälle beschrieben, in welchen das Kleinhirn in ziemlich grosser Ausdehnung zerstört war, und dennoch keine bleibenden Ausfallserscheinungen bemerkt wurden, was mit dem aus den Tierversuchen hervorgegangenem Resultat, dass ein Teil des Kleinhirns den Ausfall eines anderen Teiles übernehmen kann, in guter Übereinstimmung ist.

Bei hochgradigen Defekten des Kleinhirns treten als die hervorragendsten Symptome, ganz wie bei den Tierversuchen, Störungen in der normalen Koordination der Lokomotionsbewegungen zum Vorschein: unsicherer Gang, häufiges Hinfallen oder Neigung dazu, Schwierigkeit, sich aufzurichten oder sich umzudrehen, Schwanken beim Stehen und namentlich beim Gehen. Bei leichteren Fällen kann der Kranke mit abducierten Beinen fest stehen, bei schwereren Fällen wackelt trotzdem der Körper hin und her. Werden die Beine und die Füsse einander genähert, so entstehen Beugungs- und Streckbewegungen im Metatarsus und in den Zehen, der ganze Körper schwankt hin und her, und diese Bewegungen können so stark werden, dass der Kranke umfällt. Der Gang findet mit abducierten Beinen und mit den soeben erwähnten Bewegungen der Zehen statt. Der Kranke geht bald auf der Ferse, bald auf den Zehen. Bald beugt er das Kniegelenk, bald wird dieses nach hinten gedrückt, bald zeigt es gar keine Veränderung. Der Fuss wird nur mässig vom Boden gehoben, der Körper wackelt, der Gang ist zickzackförmig, kurz, der Kranke bewegt sich wie ein Betrunkener und fällt nicht selten um. In einigen Fällen kann der Kranke mit Hilfe einer Stütze gehen, in anderen wackelt er so sehr, dass er sogar nicht mit Stütze gehen kann. Bei Rückenlage zeigt es sich, dass die Beine vollständig beweglich sind, sowie dass der Kranke die Lage seiner Gliedmassen genau erkennt und z. B. das eine Bein, ohne hinzusehen, aktiv in dieselbe Lage bringen kann als die, in welche das andere Bein passiv gebracht worden ist. Der Bewegungssinn ist also nicht gelähmt. In vielen Fällen sind die vorderen Extremitäten frei und können sogar die feinsten Arbeiten ausführen.

Ein anderes, bei Kleinhirnkrankheiten oft erscheinendes Symptom ist der Schwindel, welcher aber auch dann, wenn die Koordinationsstörungen sehr ausgeprägt sind, fehlen kann, andererseits aber bei Fehlen von Koordinationsstörungen vorkommen kann. Diese beiden Symptome sind also voneinander unabhängig. Der Schwindel zeichnet sich durch eine grosse Intensität aus und ist fast ununterbrochen anhaltend. Zuweilen erscheint er auch bei liegender Stellung, in der Regel aber erst, wenn der Kranke sich aufrichtet. Zuweilen kommt es dem Kranken vor, als ob sich die umgebenden Gegenstände bewegten, in der Regel glaubt er, dass er sich selbst bewegt, dass ihm jede Stütze ermangelt und dass sein Körper alle möglichen Lagen einnimmt.

Fügen wir nur noch hinzu, dass der Kranke oft an Kopfschmerzen leidet, welche in der Regel nach der Nackengegend der betroffenen Seite lokalisiert werden, so haben wir die Erscheinungen aufgezählt, welche als

Symptome eines Kleinhirnleidens auftreten, wenn sich dieses überhaupt durch irgendwelche Symptome erkenntlich macht.

Bei Individuen, welche an ausgebreiteten oder vollständigen kongenitalen Kleinhirndefekten litten, hat man eine bedeutende Herabsetzung der Intelligenz beobachtet. Daraus scheint es jedoch nicht erlaubt zu schliessen, dass das Kleinhirn irgend welche direkte Bedeutung als Substrat der seelischen Thätigkeit hätte, denn es ist ja fast selbstverständlich, dass die Ursachen, welche eine Entwicklungshemmung beim Kleinhirn bewirken, auch auf die übrigen Teile des Gehirns einen schädlichen Einfluss haben ausüben müssen. Ausserdem sind in der hierhergehörigen Litteratur Fälle beschrieben, wo bei sehr ausgedehnter Zerstörung des Kleinhirns gar keine Störungen von seiten der Intelligenz sich bemerkbar machten.

Im Anschluss an die vorliegenden experimentellen und klinischen Beobachtungen hat Luciani folgende Anschauung über die Verrichtungen des Kleinhirns entwickelt.

Das Kleinhirn ist ein histologisch wie funktionell bilateral, vorzugsweise aber direkt wirkendes Organ, während die Grosshirnhemisphären auch bilateral, aber vorzugsweise in gekreuzter Richtung thätig sind. Die Wirkung des Kleinhirns beschränkt sich nicht allein auf die bei den Ortsbewegungen thätigen Muskeln, sondern erstreckt sich auf alle willkürlichen Muskeln, jedoch nicht in gleichem Grade auf die verschiedenen Muskelgruppen, sondern vorzugsweise auf die Muskeln der hinteren Extremitäten, wie auch auf die Streckmuskeln der Wirbelsäule. Der Wurm hat an sich keine grössere oder andere funktionelle Bedeutung als die Hemisphären, und die verschiedenen Kleinhirnsegmente besitzen sämtlich im allgemeinen dieselbe Funktion.[1]) Denn der Ausfall des Wurmes kann grösstenteils durch die Seitenlappen ergänzt werden, und im allgemeinen unterscheiden sich die Ausfallserscheinungen bei Exstirpation verschiedener Teile des Kleinhirns nicht ihrem Wesen nach, sondern einzig ihrer Intensität, Ausbreitung und Dauer nach, sowie durch ihre Prävalenz auf der einen oder anderen Körperhälfte. Das Kleinhirn ist also keine Sammlung von mehreren, funktionell verschiedenen Centren, unter welchen jedes in direkter Beziehung zu einer speciellen Muskelgruppe stehe; im Gegenteil führt uns bis jetzt alles zu der Behauptung, dass das Kleinhirn ein funktionell homogenes Organ ist, dessen verschiedene Teile alle dieselbe Funktion wie das Ganze haben und sich also gegenseitig ersetzen können, so lange sie in ihrem natürlichen Zusammenhange nicht gestört sind.

Diese Wirkung übt das Kleinhirn dadurch aus, dass es von verschiedenen Seiten durch ihre centripetalen Nerven Erregungen bekommt und durch ihre centrifugalen Nerven Impulse in verschiedener Richtung abgiebt.

Welcher Art sind nun diese Impulse?

Aus seinen Erfahrungen über die nach Ausschaltung des Kleinhirns auftretenden Symptome (Asthenie, Atonie, Astasie) zieht Luciani den Schluss, dass das Kleinhirn die potentielle Energie der neuromuskulären Apparate

---

[1]) Jedoch ist, wie Thomas hervorhebt, zu bemerken, dass nach Zerstörung des Wurmes besonders die Bewegungen der hinteren Extremitäten gestört werden.

(sthenische Thätigkeit) und den Grad ihres Tonus während der funktionellen Pausen (tonische Thätigkeit) steigert, sowie den Rhythmus der elementaren Impulse während ihrer funktionellen Thätigkeit beschleunigt und die Fusion und den Verlauf dieser Impulse reguliert (statische Thätigkeit).

Ich darf nicht unerwähnt lassen, dass verschiedene Autoren, auch wenn sie im wesentlichen die Ergebnisse Luciani's bestätigten, dennoch hinsichtlich der theoretischen Deutung der Erscheinungen in verschiedenen Punkten von ihm abweichen. Als feststehend dürfte jedenfalls hervorgehoben werden können, dass das Kleinhirn bei der feinen Koordination gewisser Muskelbewegungen, insbesondere solcher, welche den Ortsveränderungen und der Erhaltung des Gleichgewichtes dienen, eine massgebende Rolle spielt, und es scheint mir, dass sich die von verschiedenen Autoren dargestellten theoretischen Anschauungen mehr betreffend die Ausdrucksweise als hinsichtlich der Grundauffassung unterscheiden und sich nicht gegenseitig ausschliessen.

In der letzten Zeit hat Thomas, unter der Annahme, dass das Kleinhirn ein Reflexcentrum für die Erhaltung des Körpergleichgewichts darstellt, den regulierenden Einfluss des Kleinhirns auf die Körperbewegungen näher zu analysieren versucht und dabei unter anderen folgendes Beispiel zur Aufklärung desselben mitgeteilt.

Wenn eine Vorderpfote willkürlich vom Boden gehoben wird, so erstreckt sich die von der Grosshirnrinde ausgehende Erregung nicht allein auf die hierzu notwendigen Muskeln, sondern es wird das Kleinhirn ausserdem durch die cerebralen Zuflusswege erregt und dadurch eine Zunahme des Tonus in den gleichseitigen Adduktoren und Rumpfmuskeln bewirkt. Diese Tonuszunahme kann aber nur dann von Nutzen sein, wenn der Insertionspunkt der betreffenden Muskeln fixiert wird, was eine Zunahme des Tonus gewisser Rumpfmuskeln auf der gekreuzten Seite notwendig macht. Diese Regulation des Tonus bei verschiedenen Muskelgruppen übt das Kleinhirn mittels der von ihm ausgehenden Bahnen aus, durch welche sowohl die Kerne der motorischen Nerven im Rückenmark, als auch die Grosshirnrinde beeinflusst werden.

Die Kompensation, welche nach Ausschaltung des Kleinhirns allmählich in einem grösseren oder geringeren Umfang erscheint, dürfte hauptsächlich unter der Mitwirkung des Grosshirns und zwar dessen motorischer Zone (vgl. Kap. XXIV) stattfinden. Dafür sprechen z. B. folgende Beobachtungen von Luciani.

Durch drei Operationen wurden an einem Hunde 1. die rechte Hälfte des Kleinhirns exstirpiert, dann 2. die sogen. motorische Zone an beiden Grosshirnhemisphären zerstört und 3. der Rest des Kleinhirns fortgenommen. Nach der letzten Operation blieb das Tier noch 11 Monate am Leben und wurde dann getötet. Während dieser 11 Monate war es nicht im stande, sich aufrecht zu halten oder ohne Stütze zu gehen. Bei keinem der von Luciani nach alleiniger Zerstörung des Kleinhirns beobachteten Tiere kam etwas Ähnliches vor. Der Unterschied hängt, wie Luciani bemerkt, der Hauptsache nach nicht von der Exstirpation der Grosshirnrinde ab, denn diese ruft an sich nur vorübergehende Symptome hervor. Es scheint vielmehr der Fall zu sein, dass hier durch die Zerstörung der motorischen Zone des Grosshirns gerade die Bedingungen wegfielen, die es dem kleinhirnlosen Tiere möglich machten, die beim Gehen notwendigen kompensatorischen Bewegungen auszuführen. Bemerkenswert ist auch, dass das Schwimmen, welches ja nicht eine so fein abgestufte Koordination der Bewegungen als das Gehen erfordert, bei diesem Tiere vollkommen gut gelang.

Endlich sind noch die in unmittelbarem Anschluss an die Operation am Kleinhirn sowie an den Kleinhirnschenkeln und der Brücke auftretenden schweren Bewegungsstörungen zu besprechen. Diese machen sich teils darin geltend, dass das Tier immer ein und dieselbe Lage einnimmt und in diese zurückkehrt, wenn es gewaltsam in eine andere Lage gebracht wird (Zwangs-

stellungen), teils treten sie als Zwangsbewegungen auf, die sich als Rollungen um die Längsaxe des Tieres oder als kreisförmige Manègebewegungen oder endlich als Zeigerbewegungen darstellen, d. h. Bewegungen, bei welchen das Tier sich wie der Zeiger einer Uhr um den Hinterkörper dreht.

Die nach halbseitiger Exstirpation des Kleinhirns erscheinenden Bewegungsstörungen sind im Stadium der grössten Energie: Agitation, Ruhelosigkeit, häufiges Jammern, Krümmung der Wirbelsäule nach der operierten Seite zugleich mit tonischer Extension der vorderen Extremität derselben Seite und mit klonischen Bewegungen der drei anderen Extremitäten; Spiraldrehung der Wirbelsäule nach der gesunden Seite, begleitet von Strabismus und Nystagmus einer Seite, und manchmal Deviation des Auges der operierten Seite nach innen und unten und des anderen Auges nach aussen und oben; Neigung zum Rotieren um die Längsaxe in der Richtung der Drehung und des Schielens, d. h. von der operierten nach der gesunden Seite.

Betreffend die Rotationsrichtung haben jedoch verschiedene Autoren verschiedene Resultate erhalten.

Die theoretische Deutung dieser Erscheinungen ist keine leichte. Denn gesetzt, wir haben nach Durchschneidung eines Kleinhirnschenkels eine gewisse Zwangsbewegung hervorgerufen, so kann diese durch die reizende Wirkung des Schnittes auf den im Verhältnis zum Kleinhirn distalen Teil des Schenkels bedingt sein, oder unter Vermittelung des Kleinhirns durch eine ebensolche Wirkung auf den mit diesem noch verbundenen Stumpf stattfinden; endlich ist es auch möglich, dass der Schnitt durch Aufheben der Funktion des betreffenden Schenkels seinen Einfluss entfaltet und dass die Zwangsbewegung davon herrührt, dass nun die intakt gebliebene Hälfte des Kleinhirns ein bestimmtes Übergewicht gewonnen hat. In den zwei ersten Fällen ginge die Zwangsbewegung wegen Verschwinden der Reizung allmählich zurück, im letzten Falle würde sich das Tier allmählich daran gewöhnen, seine Innervationen so abzuändern, wie die Verstümmelung der Kleinhirnbahnen erfordert.

Luciani, dem die Physiologie des Kleinhirns so viel verdankt, fasst die nach Durchschneidung der Einstrahlungen der Schenkelbündel in das Kleinhirn auftretenden Erscheinungen entschieden als Reizwirkungen auf den im Verhältnis zum Kleinhirn peripheren Stumpf auf und führt als eine besonders wichtige Stütze für diese Auffassung folgende Thatsache an. An Tieren, denen schon länger der Wurm abgetragen worden ist, bei denen also viele Schenkelbündelfäden der Degeneration verfallen waren und ihre Erregbarkeit verloren hatten, brachte die spätere Operation, bei der die eine Hemisphäre exstirpiert wurde, nur sehr partielle, jedenfalls leichtere und flüchtigere Anfangserscheinungen hervor als bei anderen Tieren, wo dieselbe Zerstörung stattgefunden hatte. — Diese Reizung würde sich dann in erster Linie durch die grauen Massen der Brücke, ausserdem auch durch den oberen und unteren Kleinhirnschenkel nach den übrigen Teilen des centralen Nervensystems fortpflanzen.

Bei Durchtrennung der Schenkel allein kann, nach Luciani, die Operation fast reizlos erfolgen, und in diesem Falle geschieht die Rotation in entgegengesetzter Richtung, d. h. von der gesunden Seite nach der operierten. Hier wäre die Zwangsbewegung durch Verschiebung des Gleichgewichtes in den Funktionen der Hirncentren beider Seiten bedingt.

Diese Verschiebung des Gleichgewichtes wird von anderen Autoren als die wesentliche Ursache aller Zwangsbewegungen bei den hierhergehörigen Läsionen aufgefasst. Die durch den mechanischen Reiz des Schnittes ausgelöste Erregung ginge schnell vorüber

und das infolge der Operation gewonnene Übergewicht der zurückgebliebenen Hemisphäre würde, bis sich ein neuer Gleichgewichtszustand eingestellt hätte, die Zwangsbewegung bezw. Zwangslage hervorrufen.

b. Die Kleinhirnschenkel.

Wir haben schon sub a die bei Läsionen der Kleinhirnschenkel auftretenden Bewegungsstörungen zum Teil berührt. Für die Auffassung von den Leistungen des Kleinhirns wäre es natürlich von der grössten Bedeutung, wenn wir eine genauere Kenntnis von den speciellen Verrichtungen der verschiedenen Kleinhirnschenkel hätten. Ihre versteckte Lage macht indes den experimentellen Untersuchungen an denselben ausserordentlich grosse Schwierigkeiten, und die wenigen hierhergehörigen Angaben, die wir zur Zeit besitzen, sind daher im hohen Grade einer Nachprüfung bedürftig. Es würde daher die für dieses Buch einzuhaltenden Grenzen überschreiten, wenn wir diese Arbeiten im Detail erörtern wollten. Nur so viel sei hervorgehoben, dass man bei möglichst isolierten Durchschneidungen dieser Schenkel Manègebewegungen oder Rotationsbewegungen um die Längenaxe des Tieres, sowie eigentümliche Augenstellungen und Nystagmus an beiden Augen beobachtet hat. Die Rotation ist anfangs stark, nimmt aber allmählich ab und tritt nur anfallsweise auf. Während der Pausen finden indes die abnormen Augenbewegungen statt, und das Tier nimmt eine Zwangslage auf der Seite ein, nach welcher die Rotation erfolgt.

In seltenen Fällen bleibt das Tier am Leben, die Störungen gleichen sich allmählich aus; noch nach Monaten können aber verschiedene Bewegungsstörungen beobachtet werden.

Auch bei Menschen beobachtet man bei Läsionen der mittleren Kleinhirnschenkel Zwangsstellungen und -Bewegungen, welche denen bei den Tieren vorkommenden analog sind, und zwar scheinen diese nur bei irritativen Läsionen, wo der Zusammenhang mit dem Kleinhirn nicht vollständig aufgehoben ist, aufzutreten. Bei vollständiger Durchtrennung des mittleren Schenkels, z. B. durch eine Blutung, erscheinen die betreffenden Störungen nur im ersten Augenblicke, später aber nicht. Diese Zwangsbewegungen bestehen in einer Rotation des Körpers um seine Längsaxe oder auch in einer Zwangsstellung. Dabei können die Augen frei sein.

Auch bei krankhaften Veränderungen in anderen Teilen des Gehirns können Zwangsstellungen vorkommen, meistens jedoch bei gleichzeitig stattfindender Bewusstlosigkeit. Nach Nothnagel sollen aber die soeben erwähnten Zwangsbewegungen bei ungetrübtem Bewusstsein nur bei Läsionen der mittleren Kleinhirnschenkel auftreten.

c. Die Brücke.

Die Brücke enthält ausser den durchgehenden centripetalen und centrifugalen Leitungsbahnen zahlreiche Nervenzellen, welche zum Teil mit den Kleinhirnbahnen zusammenhängen und deren physiologische Bedeutung aus dem schon Ausgeführten hervorgeht. Was sonst die physiologische Bedeutung derselben betrifft, sind unsere Kenntnisse noch sehr spärlich. Operative Eingriffe auf die Brücke können, angesichts der dabei unvermeidlichen Läsionen der grossen Leitungsbahnen und der mittleren Kleinhirnschenkel, kaum etwas über die anderen Funktionen derselben ergeben, und auch die hierhergehörigen klinischen Beobachtungen haben keine näheren Aufschlüsse über die Leistungen der Brücke als Centralorgan ergeben.

Auch die Untersuchungen über den feineren Bau der Brücke sind noch nicht so weit fortgeschritten, dass sich daraus irgend welche wichtigen Schlüsse über ihre speciellen Aufgaben ziehen liessen. Da die Brücke Ursprungs- bezw. Endkerne für den Trigeminus (motorische Wurzel, einen Teil der absteigenden Wurzel, welcher wahrscheinlich auch motorisch ist, sowie einen Teil der aufsteigenden sensiblen Wurzel), den Facialis (einen Teil) und den Abducens enthält, so hat sie jedenfalls für die von diesen Nerven abhängigen Verrichtungen eine unverkennbare Bedeutung.

Litteratur. L. Luciani, Das Kleinhirn. Leipzig 1893. — A. Thomas, Le Cervelet. Paris 1897.

§ 4. Das Mittelhirn.

Der obere Teil des Mittelhirns wird aus den Vierhügeln nebst der Glandula pinealis, die jetzt als Rudiment eines Parietalauges aufgefasst wird, der untere Teil von den Grosshirnschenkeln gebildet. Beide Teile stehen vor allem in einer nahen Beziehung zu dem Gesichtsorgan, jener, indem er eine Station des Sehnerven bildet, dieser wegen der in ihm enthaltenen Kerne der wichtigsten äusseren und inneren Augenmuskeln. Dazu kommt noch die Bedeutung als Leitungsbahn, welche das Mittelhirn mit den übrigen Gehirnteilen, mit Ausnahme des Kleinhirns, gemeinsam hat.

a Die Vierhügel.

Nach Exstirpation der Lobi optici, welche bei den niederen Wirbeltieren den Vierhügeln der höheren entsprechen, findet man bei den Fischen (Steiner), sowie beim Frosch (Bechterew) als einziges deutlich hervortretendes Symptom Blindheit. Dasselbe ist auch bei den Vögeln der Fall: bei einseitiger Zerstörung entsteht gekreuzte Blindheit, bei doppelseitiger Exstirpation vollständige Blindheit und bei partieller Zerstörung partielle Blindheit (Flourens).

Bei Hunden fand Bechterew nach einseitiger Zerstörung eines vorderen Vierhügels, dass die beiden gleichseitigen Hälften der Netzhäute blind wurden, jedoch so, dass der Defekt am gekreuzten Auge umfangreicher war. Bei umfangreicher doppelseitiger Zerstörung der vorderen Vierhügel entstand fast vollständige Blindheit. Hierbei war indes die Reaktion der Pupille auf Licht nur ziemlich wenig gestört, ganz wie dies bei Vögeln nach der entsprechenden Operation der Fall ist.

Die Zerstörung eines hinteren Vierhügels rief Sehstörungen in dem medialen Teil des gekreuzten Auges hervor.

Wenn also aus diesen Erfahrungen folgt, dass auch bei den Säugetieren die vorderen Vierhügel wenigstens in irgend einer Weise in der Sehbahn eingeschaltet sind, so ist es um so befremdender, dass bei Menschen, welche an Krankheiten in den vorderen Hügeln litten, beträchtlichere Sehstörungen nicht mit Sicherheit konstatiert worden sind: die Ausschaltung eines ganzen vorderen Vierhügels bedingt nur eine mässige Beeinträchtigung des Sehvermögens und lässt den Farbensinn intakt.

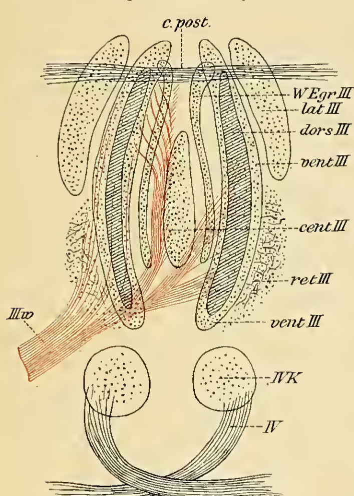
Da nun aber die Anatomie gezeigt hat, dass auch beim Menschen die vorderen Vierhügel direkt mit den peripheren Teilen der Netzhaut und indirekt (durch Vermittelung des äusseren Kniehöckers) vielleicht auch mit der Macula lutea zusammenhängen, sowie dass vom vorderen Vierhügel aus Faserbündel durch den Sehhügel hindurch in die Sehstrahlung verfolgt werden können (Flechsig), so folgt, wenn die angeführten Beobachtungen richtig sind, dass die zwischen Sehsphäre und vorderem Vierhügel verlaufenden Bündel für den Sehakt keine direkte Bedeutung haben, sondern eher zu gewissen Bewegungsimpulsen, welche von der Sehsphäre ausgehen (Einfluss von Gesichtseindrücken auf Körperbewegungen), in Beziehung zu bringen sind.

Einige klinische Beobachtungen deuten darauf hin, dass die hinteren Vierhügel bei der Fortpflanzung akustischer Eindrücke mitbeteiligt sind, indem nämlich bei Erkrankungen dieser Teile das Gehör auf dem ge-

kreuzten Ohre abnimmt. Auch geben Bechterew und Flechsig an, dass der N. cochlearis durch Vermittelung der lateralen Schleife mit dem hinteren Vierhügelganglion in Verbindung tritt, während andererseits v. Monakow nachgewiesen hat, dass der mit dem hinteren Vierhügel ausgiebig verbundene innere Kniehöcker mit der Rinde des Schläfenlappens zusammenhängt.

b. Die Grosshirnschenkel.

Die Grosshirnschenkel oder richtiger die graue Substanz, welche die Wand des Aquaeductus Sylvii bildet, hat vor allem wegen der daselbst befindlichen Kerne des Oculomotorius und des Trochlearis ein hervorragendes Interesse.



Figur 167. Der Ursprung des Oculomotorius; Schema nach v. Monakow. Oculomotoriuswurzeln rot. *WEgr III*, Westphal-Edinger'sche Zellengruppen; *lat. III*, lateraler Kern; *dors. III*, dorsaler Kern; *vent. III*, ventraler Kern; *cent. III*, centraler Kern; *ret. III*, retikulärer Kern des Oculomotorius. *IIIw*, Oculomotoriuswurzel. *IVK*, Trochleariskern; *IV*, Trochleariswurzel.

Figur 167 stellt nach v. Monakow an einem Horizontalschnitt die Kerne des Oculomotorius und des Trochlearis schematisch dar. Wie daraus ersichtlich, besteht der Oculomotoriuskern aus mehreren Abteilungen, nämlich einem lateralen Kern (*lat. III*), einem dorsalen (*dors. III*) und ventralen Kern (*vent. III*) sowie aus einem centralen Kern (*cent. III*) und einem eigentlich in der Formatio reticularis liegenden Kern (*ret. III*). Der Zusammenhang des mit *WEgr. III* bezeichneten Kerns (des Westphal-Edinger'schen Zellenhaufens) mit dem Oculomotorius ist noch zweifelhaft. Die austretenden Nervenwurzeln sind, wie aus der Figur ersichtlich, zum Teil gekreuzt.

Es liegt natürlich nahe, anzunehmen, dass die verschiedenen Kerne des Oculomotorius den verschiedenen Aufgaben dieses Nerven entsprechen. Aus den hierher gehörigen klinischen Erfahrungen lässt sich indes nach v. Monakow nur soviel schliessen, dass die inneren Augenmuskeln (der Ciliarmuskel und die Muskeln der Iris) im vordersten Ende und die äusseren Muskeln im übrigen Abschnitt des Ursprungsgebietes des Oculomotorius repräsentiert sind. Die anatomische Lage des unpaarigen centralen Kernes weist vermutlich darauf hin, dass derselbe mit dem Rectus internus etwas zu thun habe, da die beiden Recti interni sehr oft gemeinsam thätig sind.

In wesentlicher Übereinstimmung mit diesen Schlussfolgerungen hatten schon viel früher Hensen und Völckers beobachtet, dass eine Reizung am hinteren Ende des Bodens des III. Ventrikels Akkommodation und, wenn sie etwas mehr nach hinten stattfindet, Pupillenkontraktion bewirkt. Die Reizung an der vorderen Grenze des Aquaeductus Sylvii ergiebt Kontraktion des Rectus internus; bei weiter distalwärts statt-

findender Reizung wird der Reihe nach Kontraktion des Rectus superior, des Levator palpebrae superioris, des Rectus inferior und endlich des Obliquus inferior erzielt. Wenn die Reizung die Seitenfläche oder die tieferen Teile der Vierhügel oder die Querschnittsfläche des Sehhügels traf, kam eine Pupillenerweiterung zum Vorschein.

Durch Reizungsversuche an den vorderen Vierhügeln konnte ADAMÜK associierte Bewegungen der Augen erzielen, und zwar bewegten sich bei Reizung der rechten Seite eines Vierhügels die beiden Augen nach links, bei Reizung der linken Seite nach rechts. Fand die Reizung vorn an der Mittellinie statt, so bewegten sich die Augen mit parallel gestellten Sehaxen nach oben: bei Reizung hinten nach unten und innen. Dabei zeigten sich auch Bewegungen der Iris.

§ 5. Das Zwischenhirn.

Dass das Zwischenhirn eine grosse physiologische Bedeutung hat, dafür sprechen die zahlreichen Verbindungen, welche zwischen diesem und der grauen Substanz des Grosshirns einerseits und den centripetalen Nervenbahnen andererseits stattfinden, in der beredtesten Weise. In das Zwischenhirn treten nämlich von unten her alle die Leitungen, in welchen man die Fortsetzung der hinteren Wurzeln zu suchen hat (der Hauptteil der Schleifenschicht, obere Kleinhirnschenkel und Längsbündel der Formatio reticularis), sowie (in den äusseren Kniehöcker) die Fasern des Tractus opticus. Vom Zwischenhirn setzen sich diese Bahnen nach der Grosshirnrinde fort. Diese entsendet ihrerseits Fasern nach dem Zwischenhirn, von welchem aus weitere centrifugale Bahnen ausgehen (die centrale Haubenbahn und Fasern, welche in das centrale Höhlengrau der Vierhügel und der Rautengrube [Vaguskern u. s. w.] gelangen; FLECHSIG).

Die experimentellen und klinischen Erfahrungen über Operationen bezw. Erkrankungen des Zwischenhirns sind nicht derart, dass wir uns daraus irgendwelche, wenn auch nur rohe Vorstellung von seiner eigentlichen Aufgabe bei unversehrtem Grosshirn bilden könnten. Es scheint aus der klinischen Erfahrung, wie auch aus der anatomischen Untersuchung nur hervorzugehen, dass die verschiedenen Kerne des Zwischenhirns verschiedene Aufgaben haben, und dass also dort eine gewisse und zwar ziemlich scharfe Lokalisation verschiedener Bahnen und deren Verbindungen stattfindet. Bei einer circumskripten Läsion des Sehhügels werden daher gewisse centripetale Erregungen ausfallen und dadurch, wie v. MONAKOW bemerkt, manche zusammengesetzten Bewegungen lückenhaft werden; manche andere werden durch sensible Reize in abnormer Weise geleitet und dirigiert, indem einzelne Komponenten überreizt, andere gehemmt werden.

Auf der anderen Seite scheinen aber die Bedingungen für die Vertretung der Verrichtungen eines zerstörten Teiles des Sehhügels sehr günstig zu sein, so dass bei nicht zu umfangreicher Läsion die Ausfallserscheinungen nur vorübergehend sind und sogar ganz ausbleiben können. Dies wird wohl zum Teil dadurch zu erklären sein, dass die Sehhügel bilateral wirksam sind, wobei auch der sie verbindenden Commissura mollis eine gewisse Bedeutung zukommt.

§ 6. Die Leistungen des Hirnstammes an und für sich.

Wenn es uns auch bisher nicht möglich war, die Leistungen der einzelnen Centren der Brücke, der Vierhügel, der Sehhügel u. s. w. genauer festzustellen, so besitzen wir doch Beobachtungen an grosshirnlosen Tieren, die uns lehren, welcher Verrichtungen das centrale Nervensystem nach Ausschaltung des Grosshirns noch mächtig ist. Die Zusammenstellung der hierbei noch zurückgebliebenen Funktionen mit den schon besprochenen, welche nach Ausschaltung aller Hirnabschnitte vor dem Kopfmark erscheinen, erlaubt uns wenigstens eine allgemeine Vorstellung von den Gesamtleistungen der betreffenden Teile des Hirnstammes (Zwischen-, Mittel- und Hinterhirn) zu gewinnen.

Das niedrigste Wirbeltier, der Amphioxus, besitzt kein eigentliches Gehirn, sondern das Hirn stellt den vorderen, leicht erweiterten Teil des Rückenmarkes dar, welches von vorn und seitlich den Hirnventrikel (ovales Grübchen) umringt und nach hinten in den Rückenmarkskanal übergeht. Dieses „Gehirn“ besteht aus einer inneren ganglıösen und einer äusseren, aus Nervenfasern gebildeten Masse. In jener finden sich meist vielfaserige Nervenzellen; ihre Fasern gehen in die Nervenfasern der äusseren Schicht über, welche längs gelagert sind.

Steiner teilte den Fisch in zwei Stücke, ein Kopf- und ein Schwanzteil. Nach einigen Minuten führten die beiden Teile, wenn sie mechanisch gereizt wurden, ganz regelmässige Lokomotionen aus unter gleichzeitiger Erhaltung des Gleichgewichtes, und beide stets mit dem Kopfende voran. Hörte die Bewegung auf, so fielen die Stücke auf die Breitseite. Man konnte den Amphioxus auch in drei oder vier Teile zerschneiden: jeder dieser Teile machte unter den angegebenen Bedingungen die Lokomotionen. Aus diesen Beobachtungen folgerte Steiner, dass der Leib des Amphioxus aus lauter gleichwertigen Metameren besteht und kein allgemeines Bewegungscentrum besitzt.

Danilewsky hat etwas anderslautende Ergebnisse erhalten. Nach Durchschneidung des Tieres in zwei Hälften bemerkt man mitunter in dem vorderen Teile noch „willkürliche“ Bewegungen: ohne merkbaren äusseren Reiz biegt sich oder streckt sich derselbe (jedoch ohne Lokomotion), während der hintere Teil die ganze Zeit vollkommen unbeweglich bleibt. Bei künstlicher Reizung werden bei dem vorderen Teil leichter als bei dem hinteren Bewegungen erzielt, welche 15—30 Sekunden nach der Reizung andauern und in einer ganzen Reihe von leichten Biegungen und Streckungen bestehen.

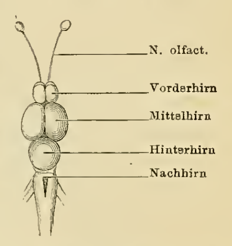
Schneidet man dem Tiere den „Kopf“ ab, so hören die soeben beschriebenen willkürlichen Bewegungen auf. Das Tier ändert spontan seine Lage 1—2 und mehr Tage hindurch gar nicht, wenn man jeden äusseren Reiz beseitigt. Die reflektorischen Bewegungen bei künstlicher Reizung sind vollständig normal, jedoch nicht ausgiebig, auch ist die Erregbarkeit des kopflosen Tieres beträchtlich geringer als bei dem vorderen Teil des in zwei Hälften geteilten Tieres.

Aus diesen und anderen gleichartigen Beobachtungen zieht Danilewsky den Schluss, dass im sogen. Gehirn des Amphioxus die Centren der willkürlichen Bewegungen gelegen sind; Zerstörung oder Trennung desselben von dem übrigen centralen Nervensystem hat Bewegungslosigkeit zur Folge, so lange nicht irgend ein äusserer Reiz von genügender Grösse auf das Tier einwirkt.

Bei den eigentlichen Fischen ist das Grosshirn nur wenig entwickelt und bei den Cyklostomen und den Teleostei besteht der Mantelteil nur aus einer zusammenhängenden einschichtigen Lage von Epithelzellen.

Nach Exstirpation des Grosshirns bei einem Teleostier (Squalius cephalus Fig. 168) bewegt sich das Tier ganz wie ein normales Tier, und es ist nach Steiner nicht möglich, eine Anomalie in seinen Bewegungen zu entdecken. Wirft man ihm einen

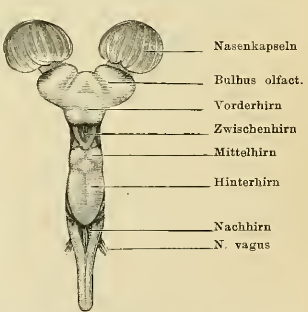
lebenden Regenwurm zu, so schiesst er auf denselben los, fängt ihn auf, während er noch fällt, und verschlingt ihn. Wirft man einen Bindfaden von etwa gleichen Dimensionen ins Wasser, so schiesst er ebenfalls auf denselben los, dreht sich aber wieder um, bevor er ihn erreicht hat oder erfasst ihn, um ihn gleich wieder fallen zu lassen. — Der operierte Fisch war ferner wählerisch mit dem Futter; er hörte auf, Regenwürmer zu nehmen, wenn ihm aber Schaben oder Brot zugeworfen wurden, holte er diese neue Nahrung von der Oberfläche und konnte nunmehr von neuem auf diese Weise gefüttert werden. — Wenn man eine rote und vier weisse Oblaten auf die Oberfläche des Wassers warf, so wählte der Fisch regelmässig erst die rote, dann die weissen. — Der operierte Fisch war nicht dazu zu bewegen, einen Regenwurm direkt aus der Hand des Beobachters zu nehmen, that es aber, wenn der Wurm an einen längeren Faden gebunden war. — Endlich ist zu erwähnen, dass der grosshirnlose Fisch mit seinen unversehrten Genossen Zärtlichkeiten austauschte, wie es die normalen Fische gegenseitig thun.



Figur 168. Das Gehirn von Squalius cephalus. Nach Steiner.

Aus allen diesen Beobachtungen geht hervor, dass die Ausschaltung des Grosshirns bei der betreffenden Gattung gar keine bemerkbaren Störungen zur Folge hat; bei diesem Tiere sind also die übrigen Teile des centralen Nervensystems — soweit man dies aus dem Verhalten des operierten Tieres schliessen kann — für die volle Entfaltung aller centralen Verrichtungen genügend.

Welche Bedeutung das nur gering entwickelte Zwischenhirn hierbei hat, darüber liegen keine Versuche vor. Steiner hat aber Versuche mitgeteilt, wo er nebst dem Grosshirn auch das Zwischen- und Mittelhirn abgetragen hat: nach dieser Operation liegt der Fisch auf der Seite oder auf dem Rücken, ohne Bewegungen zu machen; die Flossen hängen schlaff am Leibe. Wir können also wenigstens soviel sagen, dass die höheren Verrichtungen des centralen Nervensystems von dem Zwischen- und Mittelhirn abhängen — über den Anteil des einen oder des anderen lässt sich aber aus den vorliegenden Beobachtungen nichts schliessen.



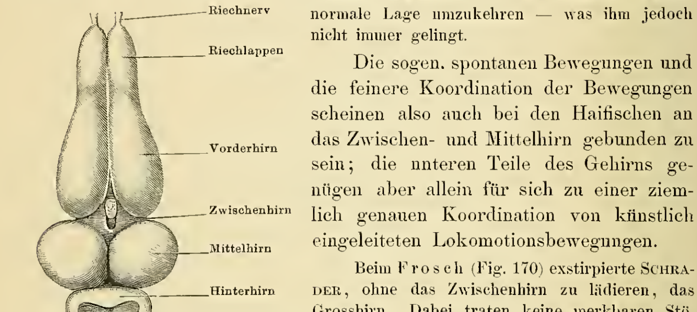
Figur 169. Das Gehirn von Scyllium canicula. Nach Steiner.

Auch die Selachier (Scyllium canicula, Fig. 169) vertragen die Exstirpation des Grosshirns ohne irgend welche Störungen der Bewegungen u. s. w. Nach einigen Gängen lässt sich das Tier auf dem Grunde nieder, wo es viele Stunden unbeweglich verharrt, vielleicht auch Tage, denn Steiner hat es ohne äussere Anregung kaum in Bewegung gesehen. Es ist allerdings wahr, dass die Tiere nach dieser Operation spontan keine Nahrung zu sich nehmen. Diese bemerkenswerte Störung ist indessen nicht an die Grosshirnexstirpation gebunden, sondern durch die gleichzeitig erfolgende Ausschaltung der Geruchsloben bedingt, wie ohne weiteres daraus hervorgeht, dass die alleinige Exstirpation dieser Teile dieselbe Störung bewirkt. Auch zeigt eine genauere Untersuchung, wie ein

normaler Haifisch sich bei der Nahrungsaufnahme verhält, dass er dabei gerade durch den Geruchssinn geleitet wird.

Auch die gleichzeitige Exstirpation des Grosshirns und des Zwischenhirns ruft nur geringfügige Störungen hervor. Da diese Operation die Zerstörung der Lobi optici einschliesst, sind solche Tiere blind. Bringt man einen so operierten Haifisch ins Wasser, so schwimmt er vollkommen normal. Aber man bemerkt, dass er nach einiger Zeit, die kürzer zu sein scheint, als bei Fischen, deren Vorderhirn allein abgetragen war, sich irgendwo in einer Ecke oder an der Wand feststellt, dort die längste Zeit stehen bleibt und wenigstens innerhalb der beobachteten Zeit nur auf Reizung zu Bewegungen übergeht.

Nach Abtragung des Vorder-, Zwischen- und Mittelhirns macht der Haifisch niemals spontane Bewegungen. Bei künstlicher Reizung macht er ganz gute und regelmässige Lokomotionen, welche, so lange er nicht die Bewegungsebene wechselt, vollständig äquilibriert sind. Sobald dies geschieht, verliert er leicht das Gleichgewicht und bleibt auf dem Rücken liegen. Legt man diesen Fisch auf den Rücken, so zeigt er deutlich das Bestreben, sich wieder auf die Bauchseite in seine normale Lage umzukehren — was ihm jedoch nicht immer gelingt.



Figur 170. Das Gehirn des Frosches. Nach Steiner.

Die sogen. spontanen Bewegungen und die feinere Koordination der Bewegungen scheinen also auch bei den Haifischen an das Zwischen- und Mittelhirn gebunden zu sein; die unteren Teile des Gehirns genügen aber allein für sich zu einer ziemlich genauen Koordination von künstlich eingeleiteten Lokomotionsbewegungen.

Beim Frosch (Fig. 170) exstirpierte Schrader, ohne das Zwischenhirn zu lädieren, das Grosshirn. Dabei traten keine merkbaren Störungen auf; die Frösche bewegten sich „spontan" von dem einen Ort zum anderen, verliessen sogar den absolut erschütterungsfreien Galvanometerpfeiler, schwammen im Wasser ganz wie normale Frösche, gruben sich im Beginn der Winterkälte in die Erde oder unter Steine; im Freien überwintert passten sie sich den äusseren Bedingungen in gleichem Umfange und mit gleichem Erfolge an wie ihre nicht operierten Genossen. Als sie aus dem Winterschlaf erwachten oder im Sommer, Monate nach vollendeter Verheilung, fingen die operierten Frösche ganz wie normale Tiere alle im Gefäss befindlichen Fliegen u. s. w.

Dagegen erschien nach gleichzeitiger Läsion des Zwischenhirns ein von Goltz früher als Folge der alleinigen Ausschaltung des Grosshirns beschriebener Zustand, bei welchem allerdings keine Bewegungs- u. s. w. Störungen vorkamen, das Tier aber alles, was als Spontaneität bezeichnet werden könnte, verloren hatte. Wenn es nicht durch eine äussere Reizung zum Sprung erregt wird, sitzt ein solches Tier vollkommen still, bis es zu einer Mumie eintrocknet; wie viel Fliegen auch ins Gefäss gebracht werden, das Tier versucht keine einzige zu fangen: mitten im Überfluss hungert es zu Tode, wenn es nicht künstlich gefüttert wird. Alle seine Bewegungen sind vollständig mit denen eines normalen Frosches übereinstimmend, nur mit der wichtigen Differenz, dass sie sich ganz maschinenmässig darstellen und nach einer bestimmten Reizung immer dieselben sind. Da die Sehnerven noch in unversehrtem Zusammenhang mit dem Gehirn stehen, wird das Tier bei seinen Bewegungen durch Gesichtseindrücke beeinflusst, vermeidet Hindernisse, welche es umgeht oder überspringt. Wenn das Tier mittelst einer Schraube langsam unter die

Wasseroberfläche getaucht wird, so lässt es dies geschehen, ohne sich zu bewegen. Je nachdem die Lungen mehr oder weniger lufthaltig sind, schwimmt das Tier ganz unbeweglich in verschiedener Tiefe u. s. w.

Bei den Fischen und Fröschen genügt also anscheinend das centrale Nervensystem einschliesslich des Zwischenhirns, um alle die Leistungen des Tieres ganz wie beim normalen Tier zu regulieren (mit Ausnahme natürlich desjenigen Einflusses, welchen die Geruchsempfindungen ausüben). Nachweisbare Veränderungen stellen sich bei den Haifischen erst nach Ausschaltung des Zwischen- und Mittelhirns, beim Frosch nach Läsion des ersteren dar.

Je höher in der Reihe der Wirbeltiere wir hinaufsteigen, um so deutlicher stellen sich indes die Störungen dar, welche nach Ausschaltung des Grosshirns eintreten, obgleich auch bei den höheren Wirbeltieren (Vögeln und Säugetieren) nachgewiesen werden kann, dass die niederen Teile des centralen Nervensystems ohne Beteiligung des Grosshirns eine sehr umfangreiche Thätigkeit entfalten können.

Unter den zahlreichen hierher gehörigen Beobachtungen an Vögeln, welche seit Rolando über diesen Gegenstand gemacht worden sind, werde ich nur die von Schrader an Tauben hier mitteilen. Die Tiere überlebten die Operation 4—5 Wochen und starben dann zufolge fortschreitender allgemeiner Schwäche, die sich etwa in der vierten Woche einstellte.

Während der ersten 3—4 Tage zeigten die Tiere einen schlafähnlichen Zustand. Sie standen mit gesträubtem Gefieder und angezogenem Kopf, geschlossenen Augen, oft auf einem Bein, wo man sie hinstellte. Ab und zu schüttelten sie sich, putzten das Gefieder mit dem Schnabel, streckten sich wie schlaftrunken und machten nur bei der Kothentleerung einige Schritte. Warf man sie in die Luft, so flogen sie schräg abwärts, stiessen gegen die Wände und sonstige Hindernisse und kamen mehr fallend auf dem Boden an, um alsbald wieder in ihren Stupor zu versinken; kurz die Tiere schienen jeder Initiative zu Bewegungen bar, und man konnte sie für blind und taub halten und ihnen auch getrost Getast absprechen. Sind aber die ersten Tage glücklich überstanden, so ist das Bild ein wesentlich anderes.

Das Tier wandert jetzt unermüdlich in dem Zimmer umher. Das Tempo ist ein mässig geschwinder Schritt, doch sieht man häufig, dass mit der Dauer der Bewegung sich allmählich die Geschwindigkeit derselben steigert bis zum Laufschritt, der dann von selbst in das gewöhnliche Tempo übergeht oder auch plötzlich unterbrochen wird, dadurch dass das Tier sich zum Schlafen anschickt. Dass diese Bewegungen nicht von einem abnormen Reizungszustand bedingt sind, folgt u. a. daraus, dass Tauben, welche sich bei Tage lebhaft umhertrieben, die Nacht hindurch vollkommen ruhig auf einer und derselben Stelle schliefen.

Von Anbeginn an sind diese Bewegungen durch Gesichtseindrücke bestimmt, denn das Tier vermeidet allerlei Hindernisse etwa wie eine normale Taube. Die Bewegungen werden nach Tasteindrücken vollkommen reguliert und alle Gleichgewichtsveränderungen durch die entsprechenden Bewegungen kompensiert.

Auf Gehörseindrücke wurde nur die Reaktion beobachtet, dass das Tier bei dem Knall eines Zündhütchens zusammenschrak. Allerhand Töne und Geräusche hatten auf den Ablauf der Bewegungen keinen Einfluss.

Die entgrosshirnte Taube wird in ihren Bewegungen leicht gehemmt: man braucht nur das Tier leicht zu berühren oder aufzuheben und wieder niederzusetzen, und es wird sofort den Kopf anziehen, das Gefieder sträuben — und einschlafen.

Durch besonders geplante Versuche gelang es auch bei diesen Tauben Bewegungsvorgänge nachzuweisen, durch welche ein bestimmtes Ziel erstrebt

wurde. Man stellte z. B. eine Taube auf die mit Zeugstoff überzogene Platte des Stöpsels einer grossen Glasflasche. Die Flasche war so aufgestellt, dass sich die Taube 1—2 m über dem Fussboden befand. Dann stellte man 1—2 m von der Flasche ein gleich hohes Reck auf: binnen kurzem flog die Taube auf das Reck zu und fasste auf demselben festen Fuss. Ja, wenn man den Versuch so einrichtete, dass die Taube die Wahl hatte, auf ein Reck oder einen einige Meter weiter entfernten Tisch zu fliegen, so gab sie entschieden dem letzteren den Vorzug.

Vom Boden flog sie aber fast niemals spontan auf. Auch konnte es nicht mit Sicherheit erwiesen werden, dass die entgrosshirnte Taube von selbst wieder frass.

Kurz zusammengefasst machen also alle Handlungen, welche an der entgrosshirnten Taube beobachtet werden, den ganz unverkennbaren, eigenartigen Eindruck eines Automaten. Sie sind sehr mannigfach, sehr kompliciert, aber doch in ihrem Ablauf regelmässig, bis zu einem hohen Grade unter gegebenen Verhältnissen voraus zu bestimmen. Das entgrosshirnte Tier bewegt sich in einer Welt von Körpern, deren Lagerung im Raum, Grösse und Gestalt die Form seiner Bewegungen bestimmen, die aber unter sich im Verhältnis zu dem Tiere sämtlich vollkommen gleichwertig sind. Für das entgrosshirnte Tier ist jedes Ding nur eine raumerfüllende Masse, es geht einer anderen Taube ebenso aus dem Wege wie einem Stein, oder versucht über beide hinwegzusteigen. Es ist ganz gleichgültig, ob ein lebloser Körper oder eine Katze, ein Hund u. s. w. dem Tiere im Wege steht. Ein entgrosshirntes Männchen girrt noch und zeigt deutliche Brunst — aber seine Bemühungen sind gegenstandslos, es scheint vollkommen gleichgültig, ob ein Weibchen zugegen ist oder nicht. Setzt man ein solches zu ihm, so bleibt es völlig unbeachtet. Ebensowenig zeigt das Weibchen Interesse für seine Jungen. Die eben flügge gewordenen Jungen verfolgen die Mutter unaufhörlich nach Futter schreiend. Sie könnten ebenso gut einen Stein um Nahrung bitten.

Die zurückgebliebenen Verrichtungen sind aber jedenfalls sehr bedeutungsvoll. Zu einem wie grossen Teil sie von dem Zwischenhirn abhängen, lässt sich wegen Mangel an näheren Untersuchungen hierüber nicht bestimmt entscheiden. Dass dieses immerhin hierbei eine wesentliche Rolle spielt, dürfte mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit aus der Beobachtung Schrader's hervorgehen, dass Tiere, an welchen die Thalami optici in grosser Ausdehnung mitverletzt waren, gelegentlich über niedrige Hindernisse stolperten und passive, geringe Verlagerungen ihrer Extremitäten nicht sofort korrigierten.

In Bezug auf die Säugetiere besitzen wir Beobachtungen an Kaninchen und Hunden, denen das Grosshirn vollständig exstirpiert worden ist.

Das mit Schonung des Zwischenhirns entgrosshirnte Kaninchen sitzt, nach Christiani, unmittelbar nach der Operation da, wie normale Tiere zu sitzen pflegen, und ergreift, wie solche, die Flucht, wenn man es, namentlich an den hinteren Extremitäten festzuhalten sucht.

Auch „spontane" Ortsveränderungen fanden ab und zu statt, wenn die Tiere am Einschlafen verhindert wurden. Wenn man sich nicht mit den Tieren beschäftigte und stärkere äussere Reize fernhielt, so fielen sie leicht in Schlaf. Aus diesem Schlafe wachten sie von selbst auf. Sie gingen dann eine Zeit lang umher, um sich schliesslich wieder zur Ruhe zu begeben und einzuschlafen. Bei diesen Bewegungen zeigte sich durchaus

nichts Abnormes: die Tiere wichen Hindernissen aus, ohne dieselben zu berühren; sie machten mitten in der Bewegung halt; sie erkletterten und ersprangen Anhöhen u. s. w.

Auch ohne Grosshirn kann also das Kaninchen seine Bewegungen ganz normal und zwar auch unter Mitwirkung des Gesichtssinnes regulieren. Nähere Beobachtungen über das Verhalten der Tiere liegen nicht vor, da sie nicht länger als etwa 12 Stunden nach der Operation beobachtet wurden.

Dass diese Regulation wesentlich durch das Zwischenhirn erfolgt, scheint aus den Beobachtungen Christiani's an Kaninchen hervorzugehen, die auch des Zwischenhirns beraubt wurden, oder bei denen dieses ausgiebig lädiert wurde: in diesem Falle ging die zur Ortsveränderung und zur Erhaltung des Gleichgewichts beim Sitzen und Stehen notwendige Koordination ganz verloren.

Viel bedeutungsvoller als diese Beobachtungen sind indes diejenigen, welche Goltz am entgrosshirnten Hunde, der die Operation sehr lange überlebte, ausgeführt hat. Bei dem Hunde, dessen Geschichte ich jetzt wiedergeben werde, erstreckte sich die Zerstörung allerdings nicht allein auf das Grosshirn, sondern es waren auch das Zwischenhirn sowie die Vierhügel der linken Seite dabei in grossem Umfange zerstört worden. Die Verrichtungen, welche von dem centralen Nervensystem nach Ausschaltung des Grosshirns noch besorgt werden können, sind daher noch umfangreicher als diejenigen, welche beim betreffenden Tiere zum Vorschein kamen.



Figur 171. Der Rest eines Hundehirns nach Exstirpation der beiden Grosshirnhemisphären. Nach Goltz.

Da dieser Versuch für unsere Vorstellung von den Leistungen des centralen Nervensystems die grösste Bedeutung hat, halte ich es für angezeigt, denselben hier ziemlich ausführlich zu referieren. Zuerst teile ich aus dem Sektionsbericht folgendes hier mit (vgl. Fig. 171).

Kopfmark und Kleinhirn vollkommen normal. Der linke vordere Vierhügel stark abgeplattet, zusammengesunken, entschieden erweicht und graugelblich verfärbt. Der linke hintere Vierhügel zeigt Spuren der gleichen Veränderung. Der dritte Ventrikel liegt frei vor. Vom Balken oder Fornix ist nichts zu bemerken. Als ein breites, dünnes, stark vaskularisiertes braunes Band spannt sich quer durch den Ventrikel die Commissura mollis. Die Wandungen des Ventrikels zeigen ein spiegelndes Ependym, sind aber stark abgeplattet.

Der Rest des linken Grosshirns plus Thalamus opticus misst in der Längsaxe vom vorderen Vierhügel ab gemessen 1.7 cm. Er besteht aus einem stark braunerweichten Rest des Thalamus opticus und Corpus striatum. Der Rest des rechten Vorderhirns plus Thalamus opticus misst in seiner längsten Ausdehnung 3 cm. Er besteht ebenfalls aus braunerweichten Resten des Thalamus opticus und Corpus striatum. Darauf liegt vielleicht ein ebenfalls in brauner Erweichung begriffener Rest des Cornu Ammonis.

Die Basis des Kopfmarkes und der Brücke sowie die zugehörigen Nervenwurzeln normal. Die Pyramiden fehlen aber ganz; wo sie am normalen Gehirn stark vorspringen, zeigt sich hier eine deutliche seichte Vertiefung.

Das Chiasma von verdichteter Pia eingehüllt. Der rechte N. opticus ist breiter und dünner als der linke und entschieden grau gefärbt, während der linke annähernd normal erscheint. Die Tractus optici sind nicht sicher zu erkennen.

Der Rest des Vorder- und Zwischenhirns misst an der Basis, vom vorderen Rande der Brücke gemessen, rechts 2.1, links 1.9 cm. Die grösste Breite des ganzen Restes beträgt 3 cm, seine grösste Dicke links 1.2, rechts 2.3 cm. Man kann an diesem Reste beiderseits den basalen Teil des Schläfenlappens erkennen. Derselbe erscheint beiderseits als eine mit klarer Flüssigkeit gefüllte Blase mit zum Teil durchscheinender intensiv braun gefärbter Wand. Der Hohlraum der Blase dürfte dem stark erweiterten Rest des Unterhorns entsprechen. Die Wandung enthält brauerweichte Hirnmantel- und Rindensubstanz.

Diese basalen Reste der Schläfenlappen sind das einzige, was von der Mantelsubstanz des Grosshirns erhalten geblieben ist, aber in dem Zustande höchster Atrophie. Die Wand der Cysten ist zum Teil spinnwebendünn und von intensiver brauner Erweichung.

Dem Tiere, auf welches sich dieser Sektionsbericht bezieht, wurde am 27. Juni und 13. November 1889 in zwei Séancen die linke Grosshirnhemisphäre, am 17. Juni 1890 die ganze rechte Hemisphäre exstirpiert. Nach dieser letzten Operation lebte das Tier bis zum 31. Dezember 1891, am welchen Tage es durch Verblutung getötet wurde. Das Tier wurde also über anderthalb Jahre beobachtet.

Schon am 3. Tage nach der letzten Operation (20. Juni 1890) ging das Tier von selbst, ohne zu fallen, im Zimmer umher. Von da ab kräftigte sich seine Fähigkeit zu Ortsbewegungen so schnell, dass es am 22. Juli ohne Schwierigkeit eine schiefe Ebene von 20° Neigung emporstieg. Das Vermögen, gröbere Bewegungen auszuführen, war also vollständig erhalten.

Nach einigen Monaten stellten sich beträchtliche Ernährungsstörungen dar, indem der Hinterkörper des Tieres von Tag zu Tag abmagerte. Durch überreichliche Fütterung gelang es indes, der fortschreitenden Abmagerung der Hinterbeine Halt zu gebieten, aber die Sicherheit der Bewegungen, die der Hund wenige Wochen nach der Operation besass, kehrte nicht wieder. Trotzdem vermochte es noch wenige Tage vor dem Tode sich auf den Hinterbeinen aufzurichten und die Vorderfüsse auf die Schranke seines Käfigs zu setzen.

Die Ursache dieser Abmagerung liegt, nach Goltz, zum Teil wenigstens darin, dass sich das Tier in seinem Käfig unaufhörlich bewegte, sowie dass bei ihm Schlaf und Ruhe kürzer waren als bei normalen Tieren. Zum Teil wird dies vielleicht auch von einer nicht ganz genügenden Wärmeregulation bedingt, indem der Wärmeverlust grösser als beim normalen Tiere war. Wenigstens wird angegeben, dass die Haut auffallend warm war. Sonst erfolgte die Wärmeregulation, wie schon aus der langen Lebensdauer des Tieres hervorgeht, nur mit wenigen Störungen; beim Schlaf rollte sich das Tier etwa wie ein normaler Hund zusammen, in einem warmen Zimmer wurde die Respiration beschleunigt und die Zunge herausgestreckt, bei Kälte traten Zitterbewegungen ein.

Die Verdauung fand in normaler Weise statt, die Zunge und die Zähne waren normal; aus dem Maul kein übler Geruch, die Kotentleerungen von normaler Konsistenz und Farbe. Über die Ausnutzung der Kost wurden keine Untersuchungen gemacht. Der Harn enthielt nie Eiweiss oder Zucker. Das Tier zeigte keine Zeichen der Brunst.

Die gröberen Bewegungen, die Ortsveränderungen u. s. w. gehen ziemlich gut von statten, und der Gang auf einem rauhen Boden ist ziemlich sicher. Auf glattem Boden gleitet das Tier leicht aus, erhebt sich dann aber von selbst ohne Unterstützung. Das Tier trat beim Umherwandern niemals mit dem Fussrücken auf. Beugte man ihm gewaltsam die Zehen und setzte sie mit der Rückseite auf den Erdboden, so verbesserte es diese Stellung sofort.

Stellte man das Tier so auf den Tisch, dass eine der Pfoten auf einer Falllücke stand, und senkte man dann dieselbe, so folgte der Fuss zwar eine Weile der sinkenden

Lücke, aber der Hund verlor nicht das Gleichgewicht, sondern hob alsbald die Pfote wieder aus der Versenkung heraus.

Der Hund verletzte sich einmal die eine Hinterpfote. Bis zur Ausheilung der Wunde hinkte er unter freiwilliger dauernder Hebung des wunden Beines auf den drei gesunden Beinen herum.

Also fand bei diesem Tiere die Regulation der Körperbewegungen noch in einer sehr ausgiebigen Weise statt. Dennoch war es ihm nicht möglich, zielbewusst den Ort zu finden, wo man ihn anfasste. Packte man den linken Hinterfuss z. B., so schnappte er allerdings nach links, es gelang ihm indes nur selten, die beleidigende Hand zu treffen, sondern er streifte sie nur mit den Zähnen oder biss vollständig in die Luft.

Der Tastsinn des Tieres war merkbar abgestumpft Blies man dem Tiere mit Hilfe einer feinen Röhre Luft zwischen die Haare des Fussrückens, so machte er keine Bewegung; ebenso unempfindlich schien er gegen Anblasungen der Nase zu sein. Einzelne Teile der Körperoberfläche, wie z. B. das Innere der Ohrmuschel erwiesen sich aber auch bei diesem Tiere als äusserst empfindlich. Bei stärkerer Hautreizung reagierte es indes stark und konnte dadurch auch aus dem Schlaf erweckt werden. Wenn man es an an irgend einer Hautstelle zerrte oder drückte, während es umherging, so gab es seinen Unwillen durch verschiedenartige Äusserungen der Stimme kund oder biss sogar.

Um den Geschmackssinn zu prüfen, machte Goltz folgenden Versuch. Er teilte zwei Portionen Pferdefleisch in zwei Schalen ab. Der einen Portion wurde Milch zugesetzt, die andere mit einer intensiv bitter schmeckenden Lösung von schwefelsaurem Chinin übergossen. Als er dem Tiere nacheinander einige mit Milch benetzte Fleischstücke dicht an die Nase hielt, wurden sie von diesem mit den Vorderzähnen erfasst, zerkaut und hinuntergeschluckt. Jetzt reichte er dem Tiere plötzlich ein in die Chininlösung getauchtes Stück. Es ergriff auch dies und kaute einigemal darauf. Dann verzerrte es das Maul und spie das bittere Stück aus.

Der Geruchssinn war natürlich verloren gegangen; nur durch die Reizung der Trigeminuszweige konnten scharfe Dämpfe eine Reaktion des Tieres bewirken.

Die Gehörsempfindungen des Tieres waren ausserordentlich herabgesetzt. Jedoch gelang es, das schlafende Tier durch ein starkes Geräusch zu erwecken, auch wenn das Instrument so gehalten wurde, dass der Luftstrom den Hund gar nicht traf.

Vom Gesichtssinn ist nur zu erwähnen, dass die Pupillen beider Augen sich auf Lichtreiz lebhaft zusammenzogen; ferner konnte sicher beobachtet werden, dass der Hund die Augen schloss, wenn man, während er im Finstern dasass, plötzlich das grelle Licht einer Blendlaterne auf ihn richtete. In seltenen Fällen wendete er dann sogar den Kopf zur Seite. Das war alles. Mit Hilfe des Gesichtssinnes konnte der Hund in den Weg gestellte Hindernisse nicht vermeiden; auch änderte sich der stiere blödsinnige Ausdruck seiner Augen nicht im geringsten, wenn man drohende Gebärden gegen ihn machte oder ihm fremde Tiere so vorhielt, dass sie sich auf seiner Netzhaut abbilden mussten.

Die Intelligenz des Tieres war in einem sehr hohen Grade herabgesetzt. Es war so dumm, dass es noch am letzten Tage seines Daseins genau so wie Monate zuvor tobte, sobald es aus seinem Käfig gehoben wurde, um gefüttert zu werden. Auch fehlte ihm jeder Ausdruck der Freude, und Unlust zeigte es eigentlich nur, wenn man es anfasste. Wenn es längere Zeit gehungert hatte, gab es einmal von selbst Laute der Ungeduld von sich. Auch wurden seine Bewegungen bei Entbehrung der Nahrung lebhafter. Wenn es satt war, frass es nicht mehr, sondern legte sich zur Ruhe oder schlief ein.

Das Tier lernte es nie, sich durch Lecken planmässig zu trocknen, wenn es nass geworden war, so dass es vor Kälte lebhaft zitterte. Auch machte es nie den Versuch dazu, etwa einen Knochen mit den Vorderfüssen festzuhalten.

Um so merkwürdiger ist es dann, dass dieses Tier die Fähigkeit wieder erwarb, von selbst zu fressen und zu saufen. Eine Zeit lang musste das Futter dem Tiere tief in den Rachen geschoben werden, denn wenn es nur auf den vorderen Teil der Zunge gelegt wurde, so wurde es weder zerkaut noch verschluckt. Schon am 23. Tage nach der

letzten Operation brauchte man das Futter nicht mehr so tief in das Maul zu schieben. Es wurde dann auch von der Zunge gefasst und weiter befördert, wenn es ganz vorn in die Mundhöhle gelegt wurde. Allmählich wurden die Kaubewegungen immer lebhafter, und endlich kam es so weit, dass das Tier imstande war, sowohl eine grosse Menge Milch freiwillig zu saufen, wenn sein Kopf so gehalten wurde, dass die Schnauze sich in unmittelbarer Nähe der Milch befand, als auch Fleisch zu fressen, wenn die Fleischschüssel ihm vorgehalten wurde, bis die Schnauze das aufgehäufte Futter berührte. Dass es notwendig war, das Futter mit der Schnauze in Berührung zu bringen, ist selbstverständlich, wenn wir uns daran erinnern, das seine Geruchsempfindungen vollkommen verloren gegangen waren, sowie dass das Sehvermögen des Tieres auf ein Minimum herabgesetzt war.

Ein Versuch, aus welchem hervorgeht, dass das Tier auch mit etwas schwierigeren Aufgaben fertig werden konnte, ist folgender. Es wurde aus zwei langen Brettern eine Art von schmalem Engpass hergerichtet, der an der Mauer des Zimmers blind endigte. In diesen Engpass, in welchem der Hund sich nicht umzudrehen vermochte, wurde er hineingelassen. Er schritt ihn bis zu Ende ab und richtete sich vergeblich an der Wand, auf die er stiess, empor. Endlich fing er aber an, rückwärts zu gehen, so dass er nach vollen zwanzig Minuten ohne Unterstützung durch Krebsgang aus dem Engpass herauskam. Die Länge der Bretter, welche den Pass bildeten, betrug indes nur etwa das Doppelte der Länge des Tieres.

Aus diesen Erfahrungen folgt, dass der grosshirnlose Hund imstande ist, alle die fürs Leben notwendigen Verrichtungen auszuführen, wenn das Futter ihm nur dicht vor die Schnauze gebracht wird; dass er noch vermag, seine Lokomotionsbewegungen befriedigend auszuführen, dass diese von dem Muskel- und Tastsinn beeinflusst und geregelt werden, sowie dass auch der Gehörs- und Gesichtssinn, obgleich in einem nur sehr geringen Grade, auf die Bewegungen des Tieres einwirken können. Endlich lehren die Erscheinungen beim Hunger und nach Aufnahme von Nahrung, dass die körperlichen Triebe ihren Einfluss entfalten. Bei allen diesen Verrichtungen, sowie auch beim Wechsel des wachen Zustandes und des Schlafes ist also das Grosshirn nicht absolut notwendig.

An einer menschlichen Missgeburt, bei welcher nur die niederen Hirnteile bis einschliesslich des unteren Vierhügels ausgebildet waren, konnte Flechsig feststellen, dass diese Befunde zum Teil wenigstens für den Menschen gelten. Das Kind lebte $1^1/_2$ Tage und gab während dieser Zeit allerhand Zeichen von Unbehagen von sich. Es wimmerte gelegentlich leise, und dieses Wimmern sowie allerhand Bewegungen der Extremitäten wurden lebhafter, sobald man die Haut kniff.

Die hier zusammengestellten Beobachtungen über die Störungen, welche nach Ausschaltung des Grosshirns bei verschiedenen Wirbeltieren erscheinen, ergeben also, dass diese bei den niedrigsten Wirbeltieren nur sehr gering oder unmerkbar sind, um immer grösser und deutlicher zu werden, je höher wir in die Reihe der Wirbeltiere hinaufsteigen. Auch bei dem höchsten, in dieser Hinsicht untersuchten Tiere, dem Hund, genügen aber die noch zurückgebliebenen Leistungen des centralen Nervensystems, um sämtliche für das Leben notwendige vitale Prozesse, mit alleiniger Ausnahme des Aufsuchens der Nahrung, zu unterhalten. Die Störungen beziehen sich daher wesentlich auf die höchsten Verrichtungen

des Nervensystems, vor allem auf das, was als dem Bewusstsein gehörig zusammengefasst wird. Für diese Verrichtungen spielt das Grosshirn bei den höheren Wirbeltieren wenigstens die massgebende Rolle und kann durch die niederen nervösen Centren nicht ersetzt werden. Über den Zustand des Bewusstseins bei entgrosshirnten Tieren lassen sich selbstverständlich keine einwandsfreien Sätze aufstellen, und ich habe keine Veranlassung, die in dieser Hinsicht aufgestellten Hypothesen hier zu besprechen.

Litteratur. Goltz, Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. 51; 1892. — v. Monakow, Gehirnpathologie. Wien 1897. — Nothnagel, Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten. Berlin 1879. — Schrader, Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. 41, 44; 1887, 1889. — Steiner, Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese. 1—2. Braunschweig 1885—1888.

VIERUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Die Physiologie des Grosshirns.

Dass das Gehirn oder ein Teil desselben das materielle Substrat der psychischen Thätigkeit darstellt, hat man lange angenommen. Als Organ der Seele fasste DESCARTES die Zirbeldrüse (Glandula pinealis) auf, WILLIS verlegte die Perception in die Streifenhügel, die Imagination in den Balken, das Gedächtnis in die Hirnwindungen, und CABANIS erklärte, dass das Gehirn die Gedanken in derselben Weise absondert, als die Leber die Galle.

Es war indes erst GALL, der besser als alle früheren Autoren die Bedeutung des Gehirns als Substrat der Seelenthätigkeit einsah und es unternahm, diese Lehre wirklich zu beweisen. Wie FLOURENS, der entschiedenste Gegner GALL'S, ausdrücklich bemerkt, existierte diese Lehre vor GALL in der Wissenschaft, nach GALL herrscht sie dort. Jeden Sinn für sich untersuchend, schliesst GALL alle, den einen nach dem anderen, von jeder unmittelbaren Teilnahme an den Verrichtungen der Intelligenz aus. Weit davon, sich in direkter Proportion zur Intelligenz zu entwickeln, entwickeln sich die meisten Sinne geradezu in umgekehrter Proportion. Der Geschmack und der Geruch sind bei den Säugetieren schärfere Sinne als beim Menschen, das Gesicht und das Gehör sind bei den Vögeln feiner ausgebildet als bei den Säugetieren; nur das Gehirn wird überall in direkter Proportion zur Intelligenz entwickelt. Verlust eines Sinnes hebt nicht die Intelligenz auf; diese bleibt nach Verlust des Gesichts- und des Gehörssinnes bestehen und würde alle Sinne überleben.

Das Gehirn ist also das einzige Organ der Seele. Es besteht indes aus mehreren verschiedenen Teilen, und wir fragen uns, ob alle diese Teile für die Seelenthätigkeit eine und dieselbe Bedeutung haben. GALL und seine Schüler hatten diese Auffassung; nunmehr können wir, wie schon aus den Ausführungen im vorigen Kapitel hervorgeht, und wie wir in diesem Kapitel näher beweisen werden, mit grosser Bestimmtheit sagen, dass eigentlich nur die Grosshirnhemisphären das materielle Substrat der Seelenthätigkeit darstellen und dass die übrigen Teile des Gebirns dabei wahrscheinlich keine direkte Bedeutung haben. Ihre Aufgabe ist, wie schon im vorigen Kapitel bemerkt wurde, vielmehr wesentlich die, unabhängig von unserem Bewusstsein und Willen, eine Menge der rein körperlichen Verrichtungen zu regulieren, welche für die Erhaltung des Körpers von durchgreifender Bedeutung sind, sowie die Grosshirnhemisphären mit den übrigen Teilen des Nervensystems zu verbinden.

GALL begnügte sich indes nicht damit, die Bedeutung des Gehirns als Organ der Seelenthätigkeit nachgewiesen zu haben, sondern nahm sich noch vor, ein detailliertes psychologisches System zu gründen, welches er mit seinen Vorstellungen über die Verrichtungen des Gehirns in nächsten Zusammenhang zu bringen suchte.

GALL'S Psychologie teilt die Intelligenz in eine Anzahl verschiedener, für sich bestehender und voneinander unabhängiger Fakultäten ein, unter welchen jede ihr eigenes Auffassungsvermögen, Gedächtnis, Urteil, Einbildungskraft u. s. w. hat.

Vom psychologischen Gesichtspunkt aus können entscheidende Einwendungen gegen diese Auffassung der geistigen Persönlichkeit des Menschen als der Summe gewisser, willkürlich gewählter und voneinander unabhängiger Fakultäten gerichtet werden. Mit grosser Schärfe hob FLOURENS die Einheit des Ichs gegen GALL's Zerlegung desselben hervor. GALL's Fakultäten waren ausserdem untereinander nicht koordiniert, sondern von allen möglichen und unmöglichen Arten, indem sie teils rein metaphysisch waren, teils sich auf die Leidenschaften bezogen, teils endlich in einem direkten Zusammenhang mit den Sinnesempfindungen standen.

Ohne Zweifel würde die GALL'sche Psychologie keine weitere Beachtung gefunden haben, wenn GALL nicht den kühnen Versuch gemacht hätte, die Organe seiner verschiedenen Fakultäten nach verschiedenen Teilen des Gehirns zu verlegen.

GALL's Ausgangspunkt war eine Beobachtung, die er schon als Schüler gemacht hatte: er glaubte nämlich gefunden zu haben, dass diejenigen unter seinen Schulgenossen, welche ein gutes Wortgedächtnis besassen, stark hervortretende Augen hatten. Das Organ dieser Fakultät wurde daher nach dem Gehirn oberhalb und hinter die Augenhöhlen placiert. GALL stellte sich nämlich vor, dass die Organe der verschiedenen Fakultäten nur an der Oberfläche des Gehirns lägen, sowie dass der Schädel da, wo ein gewisses Organ besonders stark entwickelt wäre, eine Ausbuchtung hätte.

Durch Beobachtung der meist charakteristischen Eigenschaften in der Begabung und im Charakter verschiedener Individuen und durch die Untersuchung ihrer Schädel könnte man also den Ort der einzelnen Organe bestimmen. Dann wäre nichts einfacher als durch Untersuchung des Schädels eines beliebigen Individuums seinen Charakter und die Art seiner Begabung festzustellen. Welch eine weite und im höchsten Grade interessante Perspektive eröffnete nicht diese einfache und in des Wortes vollster Meinung handgreifliche Lehre! Von welchem ausserordentlichen Nutzen würde nicht die Phrenologie, wie die neue Wissenschaft von ihren Jüngern genannt wurde, bei der Erziehung und der Wahl der Lebensbahn sein!

GALL war unzweifelhaft ein guter Beobachter und seine methodischen Grundsätze in vielen Stücken nicht übel. Dies hielt ihn indessen nicht davon ab, jede Kritik und Besonnenheit zu vergessen, wenn es galt, die Lage seiner Organe empirisch nachzuweisen. Sowohl GALL's eigene Schriften als auch diejenigen seiner Nachfolger geben davon die tollsten Beispiele — was doch nicht verhinderte, dass seine Lehren lange und sogar in unserer Zeit von gewissen Kreisen mit grosser Zuversicht umfasst worden sind.

Innerhalb der Wissenschaft spielte die Phrenologie bald ihre Rolle aus, und nachdem FLOURENS seine Untersuchungen über die Verrichtungen des Gehirns veröffentlicht hatte (1822), gehörte sie nur zu den Kuriositäten der wissenschaftlichen Rumpelkammer.

FLOURENS' Arbeiten ergaben, dass unter den verschiedenen Teilen des Gehirns allein die Grosshirnhemisphären für die Intelligenz eine direkte Bedeutung besitzen. Betreffend diese, stellte FLOURENS folgende Sätze auf, die ich mit seinen eigenen Worten anführe: 1) Man kann von vorne, von hinten, von oben und von der Seite einen ziemlich grossen Teil der Grosshirnhemisphären wegschneiden, ohne dass die Intelligenz verloren geht. Im Gegenteil genügt eine ziemlich beschränkte Masse des Gehirns zur vollen Ausübung der Intelligenz. 2) Je mehr man vom Gehirn ausschaltet, um so mehr wird die Intelligenz geschwächt und ihre Verrichtungen werden gradweise herabgesetzt. Nach Überschreitung gewisser Grenzen erlischt die Intelligenz vollständig. Die verschiedenen Teile des Grosshirns wirken also alle bei der vollständigen Entfaltung der Verrichtungen der Intelligenz zusammen. 3) Wenn eine Verrichtung verloren gegangen ist, sind alle dahin; wenn eine Fakultät verschwindet, verschwinden alle. Es giebt keine verschiedenen Organe für die verschiedenen Fakultäten oder Sensationen. Das Vermögen, eine Sache wahrzunehmen, zu beurteilen und zu wollen, hat seinen Sitz in demselben Punkt als das Vermögen, eine andere Sache wahrzunehmen, zu beurteilen und zu wollen. Dieses Vermögen, welches seinem innersten Wesen nach ein und unteilbar ist, hat seinen Sitz in einem einzigen Organ.

Die in diesen Sätzen ausgedrückte Auffasung wurde, teils wegen der Reaktion gegen die Phrenologie, teils wegen der bedeutenden Untersuchungen von FLOURENS über die

Physiologie des centralen Nervensystems, während mehrerer Jahrzehnte allgemein als das letzte Wort der Wissenschaft in Bezug auf das Gehirn in seinem Verhältnis zur Intelligenz betrachtet.

Es fand sich jedoch eine Spur von Wahrheit in der Phrenologie. Nicht so, als ob ihre Placierung der verschiedenen Geisteseigenschaften in bestimmten Gehirnteilen richtig wäre, oder so, als ob ihr Postulat, dass die Bildung des Schädels, seine Vorwölbungen und Höcker einen Ausdruck für die funktionelle Tüchtigkeit der unterliegenden Gehirnteile darstellen, mit der Wirklichkeit übereinstimmend befunden worden wäre. In dieser Hinsicht ist die Phrenologie ein für allemal beseitigt. Die fortgesetzte Forschung hat aber nachgewiesen, dass die Grosshirnhemisphären nicht in allen ihren Teilen eine und dieselbe Aufgabe haben, sie hat gezeigt, dass beim Entstehen und bei der Bearbeitung der verschiedenen Arten von Sinnesempfindungen, wie auch bei der Wirkung des Grosshirns auf die Leistungen des Körpers überhaupt verschiedene Felder der Hemisphären thätig sind.

Auch wenn wir hinzufügen, dass wir sogar für die Beteiligung verschiedener Abschnitte des Grosshirns bei den geistigen Prozessen gewisse Anhaltspunkte haben, so ist die moderne Lokalisationslehre ihrem eigensten Wesen nach doch etwas ganz anderes als die alte Phrenologie. Dieselbe stellte sich vor, dass sich im Gehirn eine Anzahl verschiedener Organe vorfänden, welche für sehr komplicierte Aufgaben, teilweise metaphysischer Art, bestimmt wären. Die neue Lehre hat sich zunächst darauf beschränkt, die Bedeutung der verschiedenen Grosshirnteile für die Verrichtungen des Körpers sowie für die durch die Reizung centripetaler Nerven hervorgebrachten Empfindungen festzustellen. Sie hat sich allerdings noch einen Schritt weiter gewagt und auch die Geistesthätigkeit der physiologischen Forschung näher bringen wollen. Dies hat aber durchaus nicht im Geiste der Phrenologie stattgefunden, denn die betreffenden Forschungen zielen darauf hin, zu untersuchen, wie durch das Zusammenwirken verschiedener Hirnteile die psychischen Leistungen zu stande kommen können — also der konträre Gegensatz zu der Gall'schen Phrenologie. Endlich ist auch der Ausgangspunkt der Forschung ein himmelweit verschiedener: sie will nicht die Thatsachen aprioristischen und willkürlichen Voraussetzungen gewaltsam anpassen, sondern sucht vorurteilslos durch Beobachtung und Experiment die Thatsachen festzustellen, welche uns zu einer tieferen theoretischen Anschauung von den Leistungen des Grosshirns verhelfen können.

Schon im Jahre 1825 suchte Bouillaud nachzuweisen, dass Störungen der beim Sprechen notwendigen koordinierten Bewegungen bei Läsionen der Grosshirnhemisphären nur dann aufträten, wenn die vordersten Abschnitte des Gehirns, die Frontallappen beschädigt wären. Etwas später wollte Marc Dax (1836) darlegen, dass das artikulierte Sprechen von einer Stelle der linken Hälfte des Gehirns beherrscht würde. Diese Ausführungen erreichten aber keinen Beifall, ja sie wurden geradezu als Scheinwissenschaft bezeichnet. Im Jahre 1861 konnte indes Broca, auf einige von ihm beobachtete Krankheitsfälle gestützt, den Satz aufstellen, dass (bei Rechtshändern) die Zerstörung der 3. Frontalwindung auf der linken Hemisphäre das Sprechvermögen aufhebt.

Diese Angaben wurden durch neue Beobachtungen ähnlicher Krankheitsfälle bald von anderen Autoren bestätigt. Schon hierdurch war die funktionelle Verschiedenheit verschiedener Rindenregionen der Flourens'schen Lehre gegenüber nachgewiesen. Jedoch zögerte man, dieselbe entschieden zu verlassen, und erst durch anderweitige Untersuchungen gelang es, sie endgültig zu stürzen.

Aus anatomischen Gründen folgerte Meynert, dass der vordere Teil der Grosshirnhemisphären zu den Bewegungen, der hintere Teil zu den Sinnesempfindungen in näherer Beziehung steht. Endlich kam (1870) eine Arbeit von Fritsch und Hitzig, durch welche ein für allemal festgestellt wurde, dass verschiedene Teile der Grosshirnhemisphären in der That verschiedene Verrichtungen haben.

Unter den vielen anderen, das Gehirn betreffenden Glaubensartikeln fand sich seit lange auch die Angabe, dass die Grosshirnrinde durch die Elektricität nicht reizbar sei, d. h. dass bei elektrischer Reizung der Grosshirnrinde keine sichtbare Wirkung erhalten

werden könnte. FRITSCH und HITZIG zeigten nun, dass diese Auffassung ganz falsch war und wiesen nach, dass man durch elektrische Reizung von der Grosshirnrinde aus Muskelbewegungen erzielen kann, aber nur dann, wenn der Strom gewissen bestimmten Abschnitten der Grosshirnrinde zugeführt wurde. Die also ausgelösten Bewegungen traten in verschiedenen Muskelgruppen — im Gesicht, in dem Vorder- oder in dem Hinterbein — auf, je nachdem innerhalb des betreffenden Abschnittes verschiedene Stellen gereizt wurden. Von anderen Stellen der Rinde aus rufen die elektrischen Ströme dagegen keine sichtbare Wirkung hervor.

Diese Untersuchungen erregten ein sehr lebhaftes Interesse und veranlassten zahlreiche neue Arbeiten vielerlei Art, welche die Lehre von der verschiedenen physiologischen Aufgabe der verschiedenen Rindenfelder, die Lokalisationslehre, nur noch fester begründeten und zu gleicher Zeit unsere Kenntnisse von den Verrichtungen des Grosshirns in der mannigfachsten Weise erweiterten und vertieften.

Wir werden in diesem Kapitel zuerst die Grosshirnganglien, dann die motorischen und sensorischen Rindenfelder und zuletzt die psycho-physischen Leistungen des Grosshirns studieren.

Erster Abschnitt.

Die Grosshirnganglien.

Über die Bedeutung der in den Nucleus caudatus, N. lentiformis, Claustrum und Amygdala enthaltenen grauen Massen können wir nicht viel sagen. Die Anatomie hat erwiesen, dass aus dem Putamen des Linsenkerns sowie aus dem Nucleus caudatus Fasern entspringen, welche diese teils mit dem Thalamus, teils mit den Vierhügeln und der Substantia nigra verbinden. Nach FLECHSIG besitzt der Linsenkern zweifellos reiche Verbindungen mit dem N. vestibularis.

Den physiologischen Versuchen betreffend die Bedeutung dieser Ganglien stellen sich dadurch überaus grosse Schwierigkeiten entgegen, dass sie mit der inneren Kapsel, durch welche die nach der Grosshirnrinde zielenden und von ihr ausgehenden Nervenbahnen verlaufen, innig verbunden sind. Eine Reizung oder eine Exstirpation der grauen Massen übt daher gar zu leicht auf die Fasern der inneren Kapsel einen Einfluss aus, welcher die Ergebnisse des Versuches sehr unsicher macht. Dasselbe gilt natürlich auch von der Mehrzahl der Krankheitsfälle beim Menschen, denn nur äusserst selten wird sich die krankhafte Zerstörung allein auf die grauen Massen beschränken und die innere Kapsel ganz unversehrt lassen.

Es wird von einigen Autoren angegeben, dass bei künstlicher Reizung dieser Gehirnteile Bewegungen ausgelöst werden können, was von anderen aber verneint wird. Ferner hat man auch verschiedene Lähmungserscheinungen nach Beschädigung dieser Teile beschrieben. Es ist indes möglich, dass diese Lähmung von einer Läsion oder Funktionsstörung der inneren Kapsel bedingt sein könnte, denn bei Menschen hat man Fälle beschrieben, wo entweder der Linsenkern oder der Schweifkern oder alle beide durch krankhafte Prozesse zerstört waren, ohne dass im Leben andere bleibende motorische oder sensible Störungen als vielleicht eine gewisse Schwäche der gekreuzten Extremitäten beobachtet wurden. Wir müssen also zugeben, dass die wirkliche Bedeutung der Grosshirnganglien uns zur Zeit noch ganz unbekannt ist.

Über die bei Reizung des Streifenhügels erscheinende Temperaturerhöhung vgl. 1, S. 399.

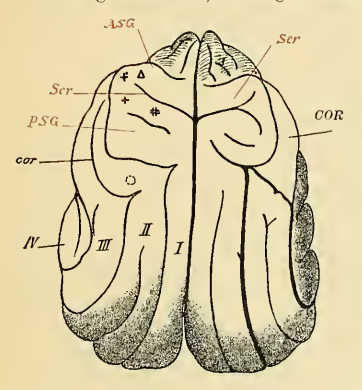
Zweiter Abschnitt.

Die motorischen und sensorischen Rindenfelder.

§ 1. Die motorischen Rindenfelder.

a. Allgemeine Übersicht.

Die Ergebnisse von Fritsch und Hitzig sind näher dargestellt folgende. Wenn der hintere Teil der Grosshirnrinde mit schwachen elektrischen Strömen gereizt wird, so zeigen sich keine Bewegungen. Wird dagegen der vordere Teil des Grosshirns der Reizung ausgesetzt, so erscheinen Bewegungen in der gekreuzten Körperhälfte. Ist die Reizung sehr schwach, so beschränkt sich die Wirkung auf bestimmte, scharf abgegrenzte Muskelgruppen. Bei stärkerer Reizung erscheinen auch Bewegungen in anderen Muskelgruppen derselben Seite (vgl. Fig. 172).



Figur 172. Oberfläche des Hundegehirns mit den erregbaren Punkten. Nach Fritsch und Hitzig. △ Nackenmuskeln. ┼˙ Extensoren und Adduktoren des Vorderbeins. ┼ Beugung und Rotation des Vorderbeins. # Hinterbein. ◌ Facialis. *Scr*, Sulcus cruciatus. *ASG*, Gyrus sigmoideus ant. *PSG*, G. sigmoideus post. *COR*, Fissura coronaria. *I*, *II*, *III*, *IV*, erste bis vierte äussere Windung.

Wenn die betreffenden Stellen der Rinde tetanisiert wurden, so trat in den entsprechenden Muskeln Krampf auf. Wenn die Reizung einige Sekunden dauerte, so blieb der Krampf noch nach Ende der Reizung zurück und konnte sich auf sämtliche Muskeln des Körpers erstrecken (Rindenepilepsie, vgl. unten S. 350).

Die erste Frage, die sich angesichts dieser Beobachtungen aufstellte, war die, welche Teile des Gehirns durch den Strom primär erregt wurden, die Rinde, die unterliegende weisse Substanz oder die tieferen Hirnteile?

Die Antwort lautet zur Zeit einstimmig, dass die Rinde den Angriffspunkt des Stromes darstellt. Unter den experimentellen Beweisen für diesen Satz sind folgende die wichtigsten.

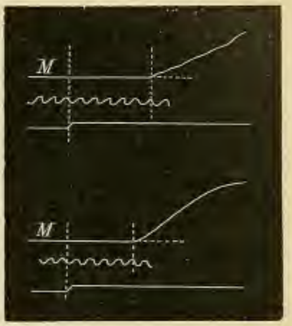
Dass der Strom nicht die tieferen Teile des Gehirns primär reizt, lässt sich leicht nachweisen. Wenn dies nämlich der Fall wäre, so müssten ja Muskelbewegungen auch bei Zufuhr des Stromes zu anderen Rindenregionen erscheinen, was indes nicht der Fall ist.

Die Frage beschränkt sich also darauf, ob die Rinde oder die unterhalb derselben liegende weisse Substanz primär gereizt wird.

Gegen die letztere Möglichkeit spricht jedoch folgendes. Unter Umständen ist die Rinde auch durch mechanische Reize erregbar; diese vermögen aber die weisse Substanz

des Gehirns nicht zu erregen (LUCIANI und TAMBURINI). — Um durch Elektricität das Centrum semiovale zu erregen, braucht man einen stärkeren Strom als bei Reizung der Rinde. — Bei Vergiftung mit Chloral (FRANCK und PITRES) ist die Rinde unerregbar, vom Centrum semiovale aus bekommt man aber fortfahrend Bewegungen. Ebenso wird die Rinde bis zu einer Tiefe von 2—3 mm unerregbar, wenn sie mit Cocain bepinselt wird (CARVALHO).

Wenn man einmal die Rinde, ein anderes Mal das Centrum semiovale reizt und die dadurch ausgelösten Muskelzuckungen registriert, so findet man, dass die Latenzdauer im ersten Falle beträchtlich länger als im zweiten ist, z. B. Rinde 0.065, C. semiovale 0.045 Sekunde (FRANCK). Die Differenz 0.020 Sekunde ist ohne Zweifel dadurch bedingt, dass die Nervenzellen den Verlauf der Erregung verzögern (Fig. 173). Im Zusammenhange damit steht, dass die Kontraktionskurve bei Rindenreizung langsamer ansteigt und nicht so regelmässig ist als bei Reizung des C. semiovale, sowie dass die Rindenreizung von einem klonischen Krampf[1]) begleitet wird, was bei Reizung des C. semiovale nicht stattfindet.



Figur 173. Latenzdauer der Muskelzuckung bei Reizung der Rinde (oben) und der weissen Substanz (unten). Nach Franck. Die mittlere Linie bezeichnet $^1/_{100}$ Sekunden. Der Angenblick der Reizung ist durch die erste vertikale Linie links erkenntlich. Von linke nach rechts zu lesen.

Es wäre also sogar möglich, dass die grossen Pyramidenzellen der Hirnrinde (vgl. Fig. 174*f*) vom Reize direkt getroffen werden, obgleich es sich nicht ausschliessen lässt, dass der Reiz andere nervöse Gebilde, z. B. die Endverästelungen centripetaler Nervenfasern primär erregt.

Wir können also sagen, dass unter den verschiedenen Regionen der Grosshirnrinde gewisse, bestimmte in einem näheren Verhältnis als alle übrigen zu den Bewegungen des Körpers stehen. Man bezeichnet diese Regionen als die motorischen Rindenfelder der Grosshirnrinde.

b. Die Reizung der motorischen Rindenfelder bei verschiedenen Säugetieren.

Es würde uns zu weit führen, wenn wir die an verschiedenen Säugetieren bei Reizungsversuchen gewonnenen Ergebnisse hier im Detail darlegen wollten. Aus diesen geht indes ein Resultat von grosser Bedeutung hervor: je höher in der Reihe der Säugetiere das Tier steht, um so grösser ist die Mannigfaltigkeit der Bewegungen, welche durch scharf lokalisierte Reizung der Grosshirnrinde erzielt werden können, und um so schärfer wird auch die Lokalisation, indem immer zahlreichere, isolierte Bewegungen erhalten werden und sich die erregbaren Punkte immer bestimmter voneinander abgrenzen.

Da die an den Affen gewonnenen Ergebnisse wegen der nahen Übereinstimmung im Bau des Affen- und Menschengehirns für die menschliche

[1]) Als klonischen Krampf bezeichnet man einen Krampf, bei welchem die Kontraktion des Muskels hinsichtlich ihrer Stärke unaufhörlich wechselt (vgl. Fig. 182).

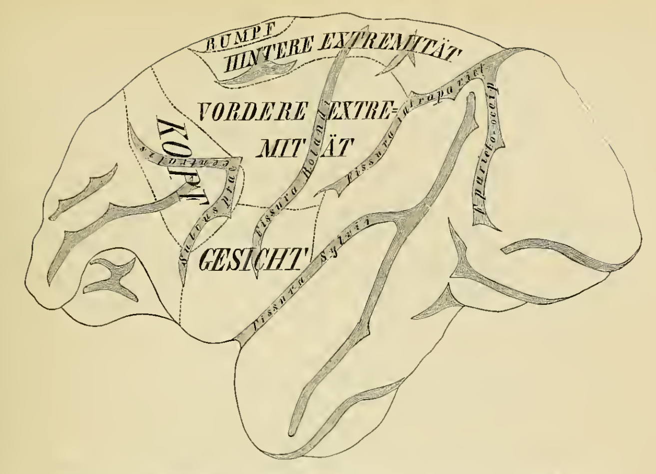
Physiologie eine ganz direkte Bedeutung haben, werde ich die hierhergehörigen Versuche, welche wir vor allen BEEVOR, HORSLEY und SCHÄFER verdanken, etwas näher darstellen.

Die Anordnung der Windungen und Furchen des Affengehirns entspricht genau derjenigen des Menschengehirns oder richtiger kann als ein vereinfachtes Schema derselben dienen. Ich brauche daher dieselbe hier nicht näher zu beschreiben, sondern kann mich damit begnügen, auf die Bezeichnungen der Figuren 175, 176 hinzuweisen.

Das motorische Rindenfeld des Affengehirns erstreckt sich sowohl auf die konvexe als auch auf die mediale Fläche der Hemisphäre. Es besteht an der konvexen Seite aus den beiden Centralwindungen, sowie dem der ersten Centralwindung angrenzenden Teil der Stirnwindungen; auf der medialen Seite gehört diesem Felde der grösste Teil des Gyrus marginalis.

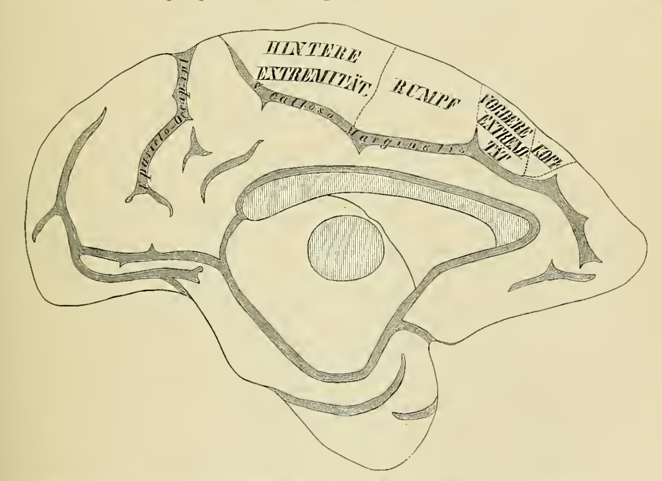
Figur 174. Schematischer Querschnitt durch die Grosshirnrinde (vordere Centralwindung) des Menschen. Nach v. Monakow. I. Schicht: a, fusiforme Zelle mit ihrem Axencylinder, a_1; b, dreieckige Zelle; c, polygonale Zelle. II. Schicht: d, kleiue Pyramidenzelle mit ihrem Axencylinder d_1; e, Marinotti'sche Zelle. III. Schicht: f, Riesenpyramidenzelle mit ihrem Axencylinder f_1; g, Golgi'sche Zelle; k, Körner. IV. Schicht: e, Marinotti'sche Zelle; g, Golgi'sche Zelle; h, polymorphe Zelle.

Innerhalb des grossen motorischen Feldes können wir Unterabteilungen für die grossen Hauptabteilungen der Körpermuskulatur unterscheiden, und zwar bezieht sich der untere Teil der beiden Centralwindungen auf die Gesichtsmuskulatur, der mittlere Teil auf die vordere und der obere Teil



Figur 175. Das Gehirn des Macacus sinicus, von links. Nach Horsley und Schäfer.

auf die hintere Extremität. Ganz am Rande der Hemisphäre findet sich ein Feld für die Bewegungen des Rumpfes. Der vor der vorderen Central-



Figur 176. Das Gehirn des Macacus sinicus, mediale Fläche. Nach Horsley und Schäfer.

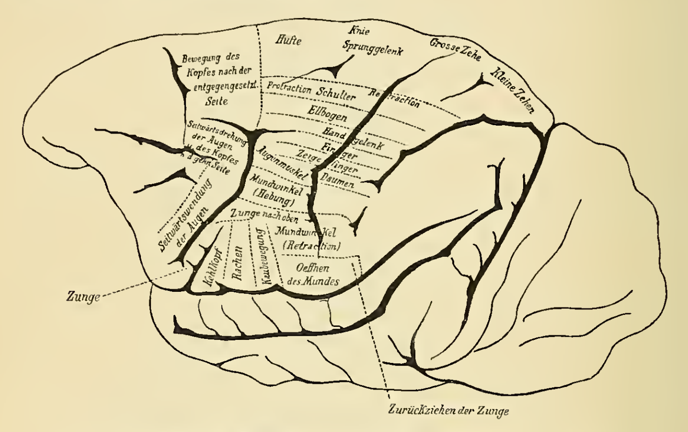
windung liegende Abschnitt des motorischen Feldes ist den Bewegungen des Kopfes und der Augen zugeordnet.

Auf der medialen Fläche der Hemisphäre finden wir in dem Gyrus

marginalis von vorn nach hinten der Reihe nach Felder für den Kopf, die vordere Extremität, den Rumpf, die hintere Extremität.

Bei näherer Untersuchung des Gegenstandes finden wir, dass innerhalb jedes der betreffenden Rindenfelder für die Hauptabteilungen der Muskulatur eine Specialisierung nachgewiesen werden kann, wie dies in Figur 177 ganz schematisch dargestellt ist.

Zu dieser Figur ist zu bemerken, dass, obgleich die verschiedenen Rindenfelder, der Einfachheit wegen, hier als von einander scharf abgegrenzt abgebildet wurden, dies jedoch nicht ganz richtig ist: im Gegentheil finden sich zwischen den verschiedenen Rindenfeldern keine vollkommen scharfen Grenzen, sondern jedes Feld geht allmählich auf das angrenzende über. Dies gilt sowohl für die Felder der einzelnen Muskelgruppen als auch für die der grossen Hauptabteilungen des Körpers.

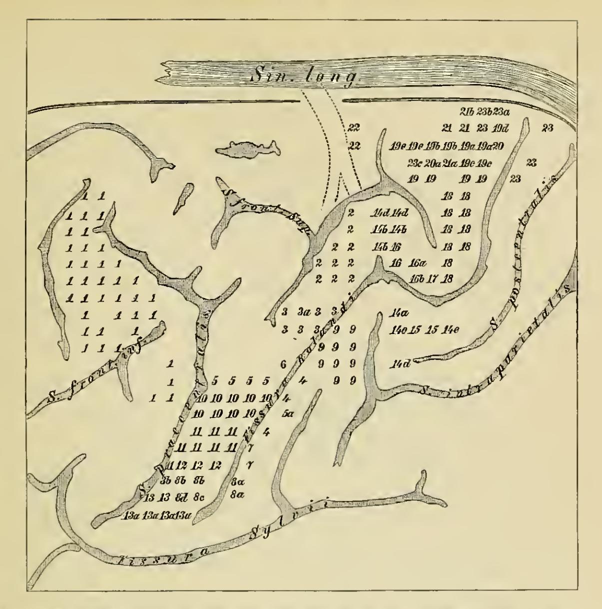


Figur 177. Die motorischen Rindenfelder bei Macacus sinicus. Nach Beevor und Horsley.

Ferner sind die durch elektrische Reizung der Rinde erhaltenen Bewegungen in vielerlei Hinsicht den willkürlichen Muskelbewegungen ähnlich. Sie stellen sich in der Regel als eine koordinierte Thätigkeit mehrerer Muskelgruppen dar, und nur sehr selten zieht sich nur eine einzelne Muskelgruppe, nie eine einzelne Muskel zusammen. Wenn z. B. die Reizung eine Beugung der hinteren Extremität im Kniegelenk hervorruft, so kontrahieren sich zu gleicher Zeit nicht allein die Beuger, sondern auch die Strecker treten in einem gewissen Grade in Thätigkeit. Infolgedessen verläuft die Beugung nicht ruckweise, sondern mit derselben Weichheit wie die willkürliche Bewegung des Kniegelenkes.

Endlich findet man, dass bei Reizung eines gewissen Punktes der Rinde die dadurch ausgelöste Bewegung von der primär gereizten Muskelgruppe sich auf mehr oder weniger zahlreiche Muskelgruppen derselben Extremität ausbreitet. Wenn z. B. durch die Rindenreizung die Schultermuskeln erregt werden, so wird ihre Kontraktion von Bewegungen in allen Muskeln der vorderen Extremität, auch denen der Finger begleitet. Beginnt die Bewegung in den Muskeln des Daumens, so breitet sie sich weiter nach oben, auf die Muskeln der Handwurzel, des Ellbogengelenks und der Schulter aus.

Über die Lage der motorischen Zone und die Repräsentation der verschiedenen Muskeln in derselben bei einem der höchsten Affen (dem Orang-



Figur 178. Die motorische Region auf der konvexen Seite des Orang-Outang-Gehirns. Nach Beevor und Horsley.

I. Bewegungen der Augen und der Augenlider: *1—3 a*. *1*. Beide Augen werden nach der gekreuzten Seite bewegt. *2*. Die Augenspalte wird schnell geöffnet; Augen und Kopf werden nach der gekreuzten Seite bewegt. *3*. Schliessung der Augenlider an beiden Augen, stärker auf der gekreuzten Seite. *3 a*. Die Bewegung (*3*) von der Bewegung (*4*) begleitet.

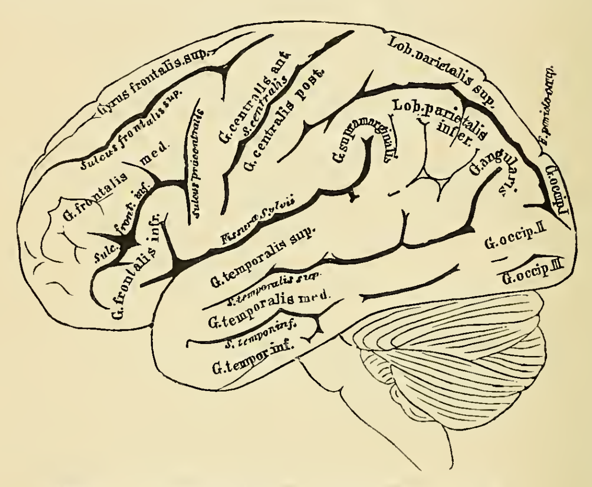
II. Bewegungen des Gesichtes und der Zunge (unterer Teil der Centralwindungen): *4—13 a*. *4*. Hebung der Oberlippe auf der gekreuzten Seite. *5*. Rückwärtsziehung des gekreuzten Mundwinkels. *5 a*. Die Bewegung (*5*) von der Bewegung (*4*) begleitet. *6*. Eversion der Oberlippe. *7*. Starkes Hervorschieben der Lippen nebst Eversion derselben. *8 a*. Öffnen des Mundes von der Bewegung (*7*) begleitet. *8 b*. Öffnen des Mundes nach Einwärtsrollen der Lippen; ausserdem Zurückziehen der Zunge, die nach hinten gehoben wird und sich nach der gekreuzten Seite dreht. *8 c*. Öffnen des Mundes wie bei (*8 b*) nebst leichtem Zurückziehen der Zunge, die sich abplattet, wobei zu gleicher Zeit die Zungenspitze an der gekreuzten Seite von den Zähnen retrahiert wird. *8 d*. Die Bewegung *8 c*, aber ohne Einwärtsrollen der Lippen. *9*. Kontraktion des oberen Teiles des gekreuzten M. orbicularis oris. *10*. Ausstrecken der Zunge mit Abplattung der Zungenwurzel und Drehen der Zungenspitze nach der gekreuzten Seite, immer von Rückwärtsziehen des gekreuzten Mundwinkels begleitet. *11*. Ausstrecken der Zunge mit Erhebung ihres Randes auf der gleichen Seite, während die Spitze nach der gekreuzten gedreht wird, von der Bewegung (*5*) begleitet. *12*. Reine Rotation der Zunge nach der gekreuzten Seite, immer von Einwärtsrotation der Lippen begleitet. *13*. Leichte Retraktion der abgeplatteten Zunge nebst Einziehen der Zungenspitze auf der gekreuzten Seite (vgl. *8 c*); ausserdem Schliessen und leichtes Hervorschieben der Lippen. *13 a*. Die Bewegung (*13*) mit der Bewegung (*7*) kombiniert.

III. Bewegungen der oberen Extremität (mittlerer Teil der Centralwindungen): *14 a—18*. *14 a*. Daumen, Beugung. *14 b*. Do., Adduktion und Beugung. *14 c*. Do., reine Adduktion. *14 d*. Do., Streckung. *14 e*. Do., Adduktion von Streckung des Zeigefingers begleitet. *15*. Streckung des Zeigefingers. *16*. Streckung sämtlicher Finger der Reihe nach, vom Kleinfinger anfangend. *16 a*. Die Bewegung (*16*) + Pronation der Hand. *16 b*. Die Bewegung (*16*) + Adduktion im Handgelenk. *17*. Beugung im Ellbogengelenk. *18*. Adduktion im Schultergelenk.

IV. Bewegungen der unteren Extremität (oberer Teil der Centralwindungen): *19—23 c*. *19*. Isolierte Streckung im Hüftgelenk. *19 a*. Die Bewegung (*19*), von Streckung im Kniegelenk und Plantarflexion im Fussgelenk begleitet. *19 b*. Die Bewegungen (*19 a*), von Streckung sämtlicher Zehen begleitet. *19 c*. Adduktion im Hüftgelenk. *19 d*. Beugung im Hüftgelenk, von Beugung im Kniegelenk begleitet. *19 e*. Rotation im Hüftgelenk. *20*. Isolierte Plantarflexion im Fussgelenk. *20 a*. Dorsalflexion im Fussgelenk, von Streckung im Kniegelenk begleitet. *21*. Isolierte Streckung der kleinen Zehen. *21 a*. Die Bewegung (*21*) + Eversion im Fussgelenk + Streckung im Kniegelenk. *21 b*. Streckung der kleinen Zehen + Beugung der grossen Zehe. *22*. Isolierte Streckung der zweiten Zehe. *23*. Streckung aller Zehen. *23 a*. Die Bewegung (*23*) + Dorsalflexion im Fussgelenk. *23 b*. Beugung der grossen Zehe + Streckung der kleinen Zehen + Dorsalflexion im Fussgelenk. *23 c*. Beugung der grossen Zehe + Dorsalflexion im Fussgelenk.

Outang) besitzen wir eine Mitteilung von Beevor und Horsley, welche ein sehr grosses Interesse darbietet, teils weil sie sich auf ein Tier bezieht, welches dem Menschen am nächsten steht, teils und ganz besonders, weil daraus hervorgeht, dass die erregbare Zone von den niederen zu den höheren Affen eine unverkennbar weiter fortschreitende Entwickelung darbietet und uns auf das deutlichste lehrt, wie vorsichtig man sein muss, wenn man die an Tieren gewonnenen Erfahrungen auf den Menschen übertragen will.

Die allgemeine Einteilung der motorischen Zone, wie sie sich aus Versuchen an den niederen Affen herausgestellt hat, gilt im grossen und ganzen auch für den Orang-Outang. Angesichts der grossen Bedeutung dieses Versuches für die Frage, wie sich die Lokalisation innerhalb der motorischen



Figur 179. Das Gehirn des Menschen von der linken Seite. Nach Ecker.

Zone beim Menschen darstellt, halte ich es für nötig, auch die Einzelheiten derselben hier mitzuteilen. Zu diesem Zwecke verweise ich auf die Figur 178, welche die motorische Zone allein darstellt. Wir erkennen oben den Sin. longitudinalis *(Sin. long.)*, ferner die Fiss. Rolandi und Fiss. Sylvii, sowie die übrigen Furchen in der Nähe der Centralwindungen. Die eingetragenen Ziffern beziehen sich auf die reizbaren Punkte.

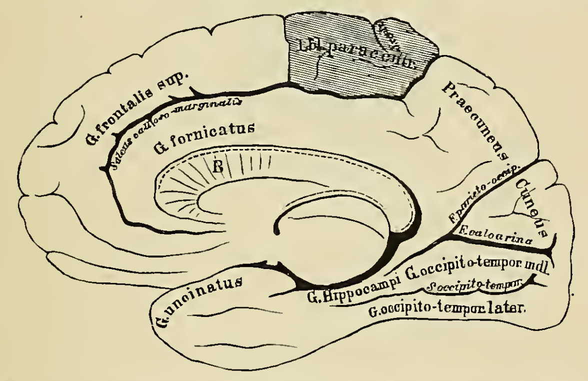
So vielfache und so specialisierte Bewegungen wie die, welche durch eine scharf lokalisierte Reizung des Orang-Outanggehirns erzielt werden, sind bei entsprechenden Versuchen am Gehirn der niederen Affen nicht erhalten worden — schon hierin begegnen wir also einer Überlegenheit der höchsten Affen im Vergleich mit den niederen.

Bei den niederen Affen finden sich die erregbaren Punkte auf der konvexen Oberfläche sowohl an den beiden Centralwindungen, als auch an den Frontal-

windungen, von welchen aus mehrere Bewegungen ausgelöst werden können. Beim Orang-Outang ist die letzterwähnte Region auf ein Feld beschränkt, bei dessen Reizung nur wenige Bewegungen erscheinen. Ausserdem ist die hintere Centralwindung zum grössten Teil unerregbar. Bei den höchsten Affen häufen sich also die erregbaren Punkte, die motorischen Rindenfelder, wesentlich in der vorderen Centralwindung und im unteren Teil der hinteren.

Bei den niederen Affen finden sich zwischen den Rindenfeldern für die verschiedenen Muskelgruppen keine scharfen Grenzen, sondern diese Felder gehen teilweise aufeinander über. Beim Orang-Outang ist das Verhalten ein anderes: hier sind die Rindenfelder für die grossen Hauptabteilungen des Körpers durch unerregbare Stellen voneinander getrennt.

Eine derartige Isolierung findet allerdings nicht innerhalb der einzelnen Rindenfelder des Armes, des Beines u. s. w. statt; indes ist auch bei diesen



Figur 180. Die mediale Fläche der rechten Hemisphäre des Menschengehirns. Nach Ecker.

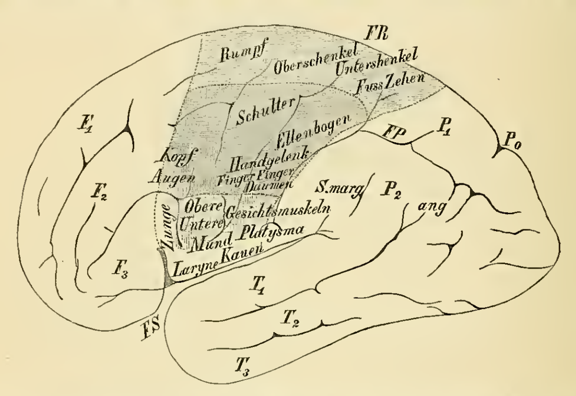
die Lokalisation hier schärfer als bei den niederen Affen. Denn beim Orang-Outang ist die durch Reizung einer bestimmten Stelle ausgelöste Wirkung in der Regel auf eine bestimmte Muskelgruppe beschränkt und breitet sich nicht, wie bei den niederen Affen, auf alle oder die meisten der Muskelgruppen der betreffenden Extremität aus.

Beim Menschen hat man zu diagnostischen Zwecken in einigen Fällen die blossgelegte Grosshirnrinde, deren Windungen und Furchen in den Figuren 179 und 180 dargestellt sind, elektrisch gereizt. Hierbei hat man Resultate bekommen, welche sowohl mit denjenigen, die man bei Läsionen der Grosshirnrinde gewonnen hat (vgl. unten S. 354), als auch mit den soeben besprochenen Ergebnissen an Affen vollständig übereinstimmen. Das motorische Rindenfeld des Menschen besteht also etwa aus den Centralwindungen, dem hintersten Teil der Frontalwindungen und dem Lobus paracentralis, und innerhalb desselben ist die Gesichtsmuskulatur in dem unteren, die Muskulatur der

oberen Extremität im mittleren und die der unteren Extremität im oberen Teil des Feldes vertreten (vgl. Fig. 181). Der Lobus paracentralis scheint den beiden gekreuzten Extremitäten zugeordnet zu sein (die schraffierte Stelle in Fig. 180).

Auch dürfte es erlaubt sein zu schliessen, dass die feinere Lokalisation innerhalb jedes der Hauptfelder beim Menschen mit denen bei den Affen ziemlich genau übereinstimmt.

Bei den Reizungsversuchen am Menschenhirn zeigte es sich ferner, dass, ganz wie bei dem Orang-Outang, der zur Auslösung der Muskelbewegungen notwendige Strom verhältnismässig stark sein muss, dass die Lokalisation eine sehr scharfe ist, dass sich die ausgelösten Bewegungen auf einzelne



Figur 181. Die linke Grosshirnhemisphäre des Menschen mit Angabe der motorischen Rindenfelder. Nach v. Monakow. *F*, Frontalwindungen; *P*, Parietalwindungen; *T*, Temporalwindungen; *FS*, Fissura Sylvii; *FR*, Fissura Rolandi.

Muskelgruppen beziehen, dass sich zwischen den erregbaren Punkten unerregbare Stellen vorfinden, sowie dass die hintere Centralwindung zum allergrössten Teil unerregbar ist.

c. Gleichseitige und gekreuzte Wirkungen bei Reizung der motorischen Rindenfelder.

Wie schon bemerkt, beziehen sich die Bewegungen, welche durch Reizung der Grosshirnrinde ausgelöst werden, wesentlich auf die Muskeln der gekreuzten Körperhälfte. Man kann aber auch Bewegungen in Muskeln der gleichen Körperhälfte erzielen.

Unter den bilateralen Bewegungen erscheinen gewisse auch dann, wenn die Reizung mit sehr schwachen Reizen stattfindet. Bei der grossen Mehrzahl der Muskelgruppen treten indes nur nach verhältnismässig starken Reizen die gleichseitigen Muskeln in Thätigkeit.

Zu den bilateralen Bewegungen gehören die der Augen, indem bei Reizung der einen Hemisphäre beide Augen nach der gekreuzten Seite bewegt werden. Hier kontrahieren sich also der gleichseitige Rectus internus und der gekreuzte R. externus, die

Bilateralität ist daher nur eine scheinbare. Wirklich bilateral treten die Gesichtsmuskeln in Thätigkeit, obgleich die der gekreuzten Seite sich kräftiger kontrahieren. Dasselbe gilt vom Buccinator sowie auch von den Muskeln der Zunge und der Stimmbänder.

Betreffs der übrigen gleichseitigen Muskelkontraktionen ist zu bemerken, dass ihre Latenzdauer länger ist als die der Kontraktion der gekreuzten Muskeln (Franck und Pitres); dass sie nur bei stärkerer Reizung erscheinen, sowie dass die Muskeln der gleichseitigen Körperhälfte niemals, wie die gekreuzten, koordinierte Bewegungen machen, sondern eine tonische Zusammenziehung unter dem Bilde eines Strecktetanus zeigen.

Es finden sich also zwischen den Bewegungen auf der gleichen und auf der gekreuzten Seite sehr erhebliche Verschiedenheiten, und es ist, wie besonders Gotch und Horsley betont haben, wohl anzunehmen, dass die gleichseitigen Muskeln nicht in derselben unmittelbaren Abhängigkeit von den motorischen Rindenfeldern stehen als die gekreuzten.

Man kann sich denken, dass die Erregung unter Mitwirkung der gekreuzten motorischen Rindenfelder auf die gleichseitigen Muskeln übertragen wird. Auch wenn dies der Fall ist, so ist dieser Weg nicht der einzige, denn nach Abtragung dieser Felder oder der ganzen gekreuzten Hemisphäre, sowie nach Durchschneidung der Kommissuren sind von mehreren Autoren gleichseitige Kontraktionen erhalten worden.

Der Übergang muss also in den niederen Centren stattfinden. Nach Hemisektion des Rückenmarkes auf der linken Seite erhielt Lewaschew bei Reizung der linken Hemisphäre fortfahrend Bewegungen im linken Hinterbein. Hier hatte also die Erregung von der linken Hemisphäre den Umweg über die rechte Rückenmarkshälfte genommen und sich von dieser unterhalb des Schnittniveaus (12. Brustwirbel) wieder auf die linke Hälfte des Rückenmarks fortgepflanzt.

Dies lehrt uns indes nichts Bestimmtes in Bezug auf diejenigen Teile des centralen Nervensystems, wo die Reizübertragung auf die gleichseitigen Muskeln stattfindet. Wahrscheinlich spielen hier die grauen Massen des Hirnstammes die wesentliche Rolle, und speziell könnte, wie Gotch und Horsley bemerkten, das Kleinhirn hierbei einen grossen Anteil haben, indem es durch Impulse vom Grosshirn erregt würde.

d. Die Kommissuren zwischen den beiderseitigen Rindenfeldern.

Man konnte sich von vornherein vorstellen, dass die mächtige Kommissur zwischen den beiden Hemisphären, der Balken, eine sehr grosse Bedeutung hätte, und es sind auch die weitgehendsten Hypothesen darüber aufgestellt worden. Diesen gegenüber ist aber das Resultat der thatsächlichen Erfahrungen sehr mager: wie mehrere Autoren (Longet, Magendie, Flourens, Franck, Ferrier, Koranyi u. a.) gefunden haben, erscheinen nach vollständiger Durchtrennung des Balkens in sagittaler Richtung gar keine Störungen im Verhalten des Tieres (Kaninchen, Hund). Auch krankhafte Läsionen des Balkens beim Menschen bewirken keine bleibenden Störungen (Wernicke).

Die bei den Leistungen des Gehirns notwendige Zusammenwirkung der beiden Hemisphären wird also auch ohne Mitwirkung des Balkens zuwege gebracht; es scheint indes unfraglich zu sein, dass hierbei der Mechanismus der Verknüpfung der beiden Hemisphären ein anderer ist als bei unversehrtem Balken, denn dass der Balken überhaupt keine wesentliche Aufgabe hätte, ist ja kaum anzunehmen.

Die im Balken enthaltenen Fasern verbinden hauptsächlich die beiden motorischen Regionen unter einander und durch Reizung der oberen Balkenfläche (mit Ausnahme des Rostrums und des Spleniums) werden bilaterale Muskelbewegungen hervorgerufen. Wenn der Ort der Reizung von vorn nach hinten verschoben wird, werden folgende Bewegungen erhalten: Bewegung des Kopfes und der Augen (bei Reizung gerade hinter dem Balkenknie); Bewegungen beider Arme im Schultergelenk und der oberen Hälfte des Rumpfes; Bewegungen der Unterarme, der Hände und der Finger; Bewegungen der hinteren

Hälfte des Rumpfes und des Schwanzes; Bewegungen der hinteren Extremitäten. Dagegen wurden keine Bewegungen der Gesichtsmuskeln erzielt. Die erwähnten Bewegungen waren nur selten so isoliert und scharf lokalisiert, wie bei der Rindenreizung.

Nach Exstirpation der motorischen Region auf der einen Seite traten die Bewegungen nur einseitig auf: sie wurden daher unter Mitwirkung der motorischen Region ausgelöst. Wenn der Balken nach sagittaler Durchschneidung und Exstirpation einer Hemisphäre gereizt wurde, so wurde dementsprechend nur unilaterale Bewegungen erhalten, und zwar nach Exstirpation der linken Hemisphäre nur auf der linken Seite. Die bei direkter Reizung der Balkenfasern ausgelöste Erregung geht also zuerst nach beiden motorischen Regionen und pflanzt sich dann in gewöhnlicher Weise auf die Kerne der motorischen Nerven fort (Mott und Schäfer).

Figur 182. Epileptischer Anfall bei Reizung des motorischen Rindenfeldes. Nach Franck. Die Dauer der Reizung ist durch die Schraffierung der unteren Linie angegeben. Etwa bei der zweiten vertikalen (D) Linie geht der tonische Krampf in einen klonischen über. Von links nach rechts zu lesen.

e. Die Rindenepilepsie.

Wie oben erwähnt, bemerkten schon Fritsch und Hitzig, dass man durch fortgesetzte Reizung der Grosshirnrinde bei Tieren einen Krampfanfall hervorrufen kann, welcher sich nicht allein auf die Muskelgruppe, deren Rindenfeld gereizt worden war, sondern auf sämtliche Muskeln des Körpers erstreckt. Fortgesetzte Untersuchungen hierüber haben folgendes ergeben.

Der Krampf fängt immer in der Muskelgruppe an, deren Rindenfeld gereizt wurde, und breitet sich von da in einer ganz gesetzmässigen Weise auf die übrigen Muskeln aus. Wenn bei einem Hund z. B. das linke Rindenfeld für die Bewegungen des Augenlides gereizt wird, so beginnt der Anfall im Augenlid auf der gekreuzten Seite und geht von dort auf die übrigen Gesichtsmuskeln über. Darauf wird der Kopf nach rechts gebeugt, wonach zuerst die vordere und dann die hintere rechte Extremität vom Krampf getroffen wird. Erst dann werden die Muskeln der gleichen (linken) Seite vom Krampf befallen, und in denselben schreitet er nun von unten nach oben in der Weise fort, dass zuerst die hintere, dann die vordere Extremität u. s. w. angegriffen wird, wonach zuletzt die Muskeln der Augenlider auf der linken Seite in Thätigkeit treten.

Zur Charakteristik des Krampfes sei auf Figur 182 hingewiesen: der Krampf ist zuerst ein tonischer, um dann ein klonischer zu werden. Als Nachwirkung zeigt sich ein soporöser Zustand oder auch eine starke Aufregung.

Die Anfälle erscheinen bei prolongierter Reizung schon während derselben, zuweilen aber erst nach Ende der Reizung. Sie können auch „spontan“ auftreten, wenn man innerhalb der motorischen Zone oberflächliche Läsionen macht und das Tier am Leben

lässt: nachdem die Wunde vernarbt ist, treten die epileptischen Anfälle ohne äussere Reizung auf.

Auch beim Menschen kommt die kortikale Epilepsie bei irritativen Läsionen der motorischen Rinde vor und verhält sich im grossen und ganzen, wie sie sich bei Tieren nach künstlicher Reizung darstellt. Von der gewöhnlichen Fallsucht unterscheidet sich diese dadurch, dass das Bewusstsein, im Anfang des Anfalls wenigstens, zuweilen auch während seines ganzen Verlaufes, beibehalten ist; der Kranke fühlt, wenn der Anfall erscheint, und kann sich also vor Schädlichkeiten während desselben schützen.

Die Rindenepilepsie kann auch durch Reizung anderer Windungen als der genannten hervorgerufen werden, aber nur in dem Falle, wenn diese in irgend welchem physikalischen oder physiologischen Zusammenhang mit der motorischen Region stehen. Denn wenn diese exstirpiert wird, so wird die Reizung der ausserhalb derselben liegenden Stellen erfolglos. Übrigens ist die Latenzdauer des Krampfes kürzer und seine Intensität grösser bei Reizung innerhalb der motorischen Zone als bei Reizung ausserhalb derselben, was seinerseits andeutet, dass der Mechanismus in diesem Falle ein etwas anderer ist als in jenem.

Von einigen Autoren wird angegeben, dass auch bei Reizung des Centrum semiovale ein epileptischer Anfall angeregt werden kann, was aber von anderen entschieden in Abrede gestellt wird unter Hinweis darauf, dass bei den betreffenden Versuchen die Rinde nicht vollständig exstirpiert worden war.

Alles, was die Erregbarkeit der Rinde herabsetzt (Narcotica, Abkühlung u. s. w.), setzt auch das Vermögen der Hirnrinde, einen epileptischen Anfall hervorzurufen, herab oder hebt es ganz auf. Auf der anderen Seite wird es durch verschiedene, die Erregbarkeit steigernde Einflüsse erhöht, wie z. B. durch Strychnin, Absinth und vor allem durch einen leichten inflammatorischen Zustand der Rinde.

Die Übertragung der Erregung nach den verschiedenen Muskelgruppen findet auch nach vorgängiger Exstirpation der gekreuzten motorischen Zone statt. Wenn man das Rindenfeld einer bestimmten Muskelgruppe exstirpiert und dann auf derselben Hemisphäre das Feld eines anderen Muskels reizt, so dass ein epileptischer Anfall auftritt, so nimmt an diesem auch die Muskelgruppe teil, deren Rindenfeld exstirpiert worden war. Aus diesen und anderen Erfahrungen geht mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit hervor, dass die *Ausbreitung der Erregung zu den verschiedenen Muskelgruppen unter Beteiligung von subkortikalen Centren stattfindet.* Dafür spricht auch die Beobachtung, dass bei weiter fortgeschrittenem Anfall die Exstirpation des motorischen Rindenfeldes den Krampf nicht aufhebt.

f. Die Ausschaltung der motorischen Rindenfelder.

Wie die oben (II, S. 330) mitgeteilten Beobachtungen schon gezeigt haben, kann man nicht allein bei den niederen Wirbeltieren, sondern auch beim Kaninchen und Hunde das ganze Grosshirn ausschalten, ohne dass das Tier dadurch sein Vermögen verliert, koordinierte Lokomotionsbewegungen auszuführen. Dies beweist ohne weiteres, dass bei diesen Tieren die motorische Region der Grosshirnrinde für die betreffenden Bewegungen nicht unerlässlich ist. Jedoch zeigten sich beim grosshirnlosen Hunde sehr bemerkenswerte Bewegungsstörungen, welche allerdings nicht allein von der Ausschaltung der motorischen Region abhängig zu sein brauchten, sondern auch von dem Wegfall der übrigen Teile des Grosshirns verursacht sein konnten. Um die physiologische Bedeutung der motorischen Felder näher feststellen zu können, ist es daher notwendig, das Verhalten der Tiere zu untersuchen, bei welchen nur diese Felder exstirpiert worden sind.

Wenn bei einem Hund die motorischen Felder der einen Hemisphäre vollständig oder zu einem grossen Teil abgetragen worden sind, so zeigt sich während der ersten Zeit nach

der Operation eine mehr oder weniger bedeutende Bewegungsstörung auf der gekreuzten Seite; diese Störung ist aber nur eine vorübergehende. Allmählich gewinnt das Tier sein Vermögen wieder, die gekreuzten Muskeln zu bewegen, und nach einiger Zeit sind die noch zurückgebliebenen Bewegungsstörungen ganz minimal. Ein Hund, an welchem Goltz die ganze linke Hemisphäre exstirpiert hatte, war „versimpelt"; er war nicht so munter wie früher; er spielte nicht mit anderen Hunden u. s. w. Kein einziger Muskel war aber bei ihm erlahmt. Wurde er gerufen, so kam er wedelnd mit dem Schwanz und liess sich streicheln. Wenn man fortging, folgte der Hund. Er wies Hunde zurück, die ihm missfielen. Er fasste ein Stück Brot ebenso geschickt als ein normaler Hund, hielt aber einen Knochen nicht ebenso wohl mit der gekreuzten (rechten) Vorderpfote als mit der gleichseitigen. Er konnte sich auf den Hinterbeinen aufrichten, das rechte Bein war aber etwas schwach. Er lief von selbst hin und zurück, wandte sich aber öfter nach links als nach rechts; jedoch vermochte er es auch, obgleich weniger geschickt und weniger schnell, sich nach rechts zu wenden.

Es ist also unzweifelhaft, dass ein Hund, der die motorische Region auf der einen Seite verloren hat, diejenigen Muskeln noch bewegen kann, welche bei Reizung des betreffenden Rindenfeldes erregt werden. Man hat sich vorgestellt, dass ein solches Tier mit den betreffenden Muskeln keine intendierten Bewegungen ausführen könnte. Diese Ansicht wird indes durch folgende Beobachtung an einem Hund mit Zerstörung des ganzen Grosshirnmantels auf der linken Seite widerlegt.

Vor dem Tiere wurde ein Napf hingestellt, in welchem unter grobem Kies Fleischstücke versteckt waren. Beim Scharren nach dem Fleisch benutzte es die linke Vorderpfote. Wurde aber diese festgehalten, so machte das Tier augenblicklich dieselben Bewegungen mit der rechten Vorderpfote (Goltz).

Gaule trug an einem gut dressierten Hunde beiderseits alles ab, was sich mit schwachem konstanten Strom erregen liess. Nachdem die wie gewöhnlich auftretenden Lähmungserscheinungen vorüber waren, liess Gaule den Hund wieder dressieren und konnte dadurch erreichen, dass das Tier eine ganze Reihe von komplicierten Bewegungen, die im direkten Dienste der Intelligenz standen, wieder erlernte. Das Tier verriet indes eine ganze Reihe von Störungen, unter welchen vor allem zu erwähnen ist, dass es nicht imstande war, isolierte Bewegungen mit einer einzelnen Extremität auszuführen; seine Bewegungen waren ungestüm und wickelten sich unter Kraftverschwendung ab. Von einer richtigen Abstufung der Bewegungsakte war keine Rede; um z. B. die Pfote zu reichen, musste das Tier sich zuerst aufrichten und gab dann beide nahezu gleichzeitig (die von ihm verlangte allerdings in etwas ausgiebigerer Weise) und in ziemlich explosiver Art.

Aus diesen und anderen derartigen Erfahrungen geht also hervor, dass die Bewegungen des Hundes, und zwar auch diejenigen, welche als intendiert und bewusst bezeichnet werden müssen, ohne Mitwirkung der motorischen Felder ausgeführt werden können, dass aber auf der anderen Seite die feinere Regulation der Bewegungen nach Ausschaltung derselben wesentlich gestört wird. Hieraus würde endlich folgen, dass beim Hunde die motorischen Felder eigentlich nur bei dieser feineren Regulation der Bewegungen notwendig wären.

Ganz anders sind die Erscheinungen, denen wir nach Ausschaltung der motorischen Felder bei den Affen begegnen. Hier ruft nicht allein eine ausgebreitete Zerstörung der motorischen Region eine ausgebreitete Erlahmung hervor, sondern die Zerstörung der Rindenfelder für einzelne Muskelgruppen

wird auch von bleibender Schwäche oder Lähmung derselben begleitet, wie folgende Beobachtungen von Horsley und Schäfer ergeben.

Wenn man am Macacus sinicus die ganze erregbare Region auf der konvexen Seite der einen Hemisphäre exstirpiert, und also nur das mediale Rindenfeld zurücklässt, zeigt sich eine fast vollständige Erlahmung in dem gekreuzten Arm, Erlahmung der Gesichtsmuskeln, Schwäche in den Muskeln der hinteren Extremität, sowie eine grössere oder geringere Schwierigkeit, den Kopf nach der gekreuzten Seite zu bewegen. Die Muskeln des Rumpfes sind aber unberührt, und die Schwäche der hinteren Extremität ist nicht grösser, als dass das Tier dieselbe bei den gewöhnlichen Bewegungen beim Gehen und Klettern benutzen kann.

Wird nur ein Teil der excitablen Region auf der konvexen Fläche der Hemisphäre zerstört, z. B. das Feld der Handwurzel und der Finger, so erschient eine bleibende Schwäche in diesen Muskeln, während die übrigen Muskeln ganz normal beweglich sind. In derselben Weise ruft die Zerstörung des Rindenfeldes des Armes Erlahmung des gekreuzten Armes hervor ohne irgend welche Störung in den Bewegungen der Gesichts-, Kopf-, Rumpf- oder Hinterbeinmuskeln. Wenn die Zerstörung des betreffenden Rindenfeldes vollständig gewesen ist, scheint die Erlahmung der entsprechenden Muskeln eine bleibende zu sein. Wenn ein Teil des Rindenfeldes dagegen zurückgelassen wird, so kann das Bewegungsvermögen zu einem gewissen Grade wiederkommen.

Merkwürdig sind die Folgen der Zerstörung des motorischen Feldes auf der medialen Seite. Bei doppelseitiger Zerstörung dieses Feldes erscheint eine vollständige Lähmung in den Muskeln des Rumpfes, eine gewisse Schwäche in denen der Arme und eine sehr ausgebreitete Lähmung in den Muskeln der hinteren Extremitäten. Die Schwäche der Arme trifft hauptsächlich gewisse Schultermuskeln, besonders diejenigen, welche das Schulterblatt nach oben und hinten ziehen; sie ist in den Muskeln des Ober- und Unterarmes weniger ausgeprägt und kaum oder gar nicht in den Fingermuskeln bemerkbar. Die Lähmung der hinteren Extremität erstreckt sich fast auf alle ihre Muskeln, nur einige Beuger des Hüftgelenkes bleiben verschont.

Wird die mediale erregbare Region nur einerseits zerstört, so sind die Bewegungsstörungen geringer, obgleich vollkommen deutlich. Das Tier kann zwar eine einigermassen normale Haltung einnehmen und beibehalten, was wahrscheinlich davon bedingt ist, dass zu diesem Zwecke die Rumpfmuskeln der einen Körperseite genügen. Jedoch tritt u. a. eine deutliche, obgleich lange nicht vollständige Lähmung der Muskeln der gekreuzten hinteren Extremität auf, indem z. B. die Pfote und das Bein schlaff herabhängen, wenn das Tier auf einem Stab sitzt. Wenn das Tier läuft oder klettert, ist es indes schwierig, die Schwäche des Beines zu bemerken.

Die Resultate bei Reizung und Zerstörung der Grosshirnrinde decken sich also bei den Affen vollständig: die Reizung eines gewissen Rindenfeldes bewirkt Bewegungen bei gewissen Muskeln, die Zerstörung desselben Feldes wird von Lähmung oder Schwäche in denselben Muskeln begleitet.

Die motorische Region hat also für die Bewegungen des Körpers bei den Affen eine viel grössere Bedeutung als beim Hunde. Die unteren Gehirncentren, welche an sich beim Hunde eine so umfangreiche Thätigkeit entfalten können, sind, soviel sich aus dem bis jetzt vorliegenden Material beurteilen lässt, bei den Affen in einem viel wesentlicheren Grade von der Thätigkeit der Grosshirnrinde abhängig.

Ausserdem folgt aus diesen Beobachtungen die interessante Thatsache, dass bei den Affen die motorischen Rindenfelder auf der medialen Oberfläche der Hemisphären zunächst mit den so zu sagen gröberen Bewegungen zu

thun haben, denjenigen, durch welche sich der Körper in seiner natürlichen Stellung hält und sich von dem einen Ort zum anderen bewegt. Dagegen haben die Rindenfelder auf der konvexen Oberfläche der Hemisphäre für die mehr verwickelten Bewegungen, welche von den Muskeln des Kopfes, des Gesichtes und der Arme ausgeführt werden, eine entschieden grössere Bedeutung.

Um die Lage und den Einfluss der motorischen Rindenfelder beim Menschen feststellen zu können, sind wir teils auf Reizungsversuche der Grosshirnrinde, teils auf klinische und pathologisch-anatomische Beobachtungen hingewiesen. Jene können, wie selbstverständlich, nie sehr zahlreich werden, und unsere Kenntnisse in Bezug auf die motorischen Rindenfelder beim Menschen stützen sich daher wesentlich auf klinische Beobachtungen über die Folgen der Läsionen der Grosshirnrinde.

Es kommt gar nicht selten vor, dass man bei einer Sektion sogar sehr ausgebreitete Zerstörungen der Grosshirnrinde beobachtet, ohne dass sich diese im Leben durch irgend welche motorischen Störungen erkenntlich machten. Zusammenstellungen derartiger Fälle, welche wir Charcot und Pitres, Exner, Nothnagel und anderen verdanken, haben ergeben, dass diese Rindenfelder, welche also für die Körperbewegungen keine direkte Bedeutung haben, sämtliche Teile der Rinde mit Ausnahme der beiden Centralwindungen, einschliesslich des Operculums und des Lobus paracentralis sowie des hinteren Teiles der Frontalwindungen umfassen. Wenn aber die Läsion innerhalb der letzterwähnten Rindenabschnitte fällt, so tritt immer eine mehr oder weniger ausgebreitete Bewegungsstörung auf der gekreuzten Körperhälfte zum Vorschein. Wir können also sagen, dass das motorische Rindenfeld beim Menschen im grossen und ganzen etwa dieselbe Ausdehnung als das Rindenfeld bei dem Affen hat und dass es etwa die beiden Centralwindungen sowie den Lobus paracentralis und den Fuss der Frontalwindungen (vgl. auch oben S. 348) umfasst.

Um die feinere Lokalisation innerhalb des so abgegrenzten Bezirkes festzustellen, haben natürlich die ganz kleinen Rindenläsionen, bei welchen sich die Bewegungsstörung nur auf einen einzelnen Körperabschnitt erstreckt, die grösste Bedeutung. Je kleiner die Läsion ist, um so genauer kann natürlich die Lage des betreffenden Rindenfeldes präcisiert werden. Angesichts der Seltenheit solcher Fälle ist man indes gezwungen gewesen, auch mehr verbreitete Läsionen zu berücksichtigen.

Da es sich nun gezeigt hat, dass die Anordnung innerhalb der motorischen Region beim Menschen, so viel sie sich durch die klinischen Beobachtungen von Rindenläsionen hat feststellen lassen, im grossen und ganzen sowohl mit derjenigen, die man bei den wenigen Reizungsversuchen an der menschlichen Grosshirnrinde beobachtet hat, als auch mit der nach ausgedehnten Versuchen festgestellten Lokalisation innerhalb der motorischen Region der Affen übereinstimmt, so sind wir wohl berechtigt zu sagen, dass unsere Kenntnis von der Lage der Rindenfelder für die verschiedenen grossen

Hauptabteilungen der Körpermuskulatur des Menschen eine ziemlich befriedigende ist (vgl. das Schema Fig. 181, S. 348).

Die Bewegungsstörung, welche nach einer Läsion der motorischen Region auftritt, ist in der Regel im Anfang grösser als später, was wohl wesentlich durch irgend welche Cirkulationsstörung und den Shock bedingt ist. Nachdem diese Fernwirkung der Läsion innerhalb weniger Tage vorübergegangen ist, treten die reinen Ausfallserscheinungen auf. Diejenigen Bewegungen, deren Rindenfeld zerstört ist, können nicht mehr wie vorher ausgeführt werden und bleiben bei Erwachsenen entweder definitiv aus oder werden wenigstens mit abnormer Schwäche gemacht. Dabei ist indes zu bemerken, dass die betreffenden Bewegungen jedoch in Association mit anderen noch von statten gehen können. Wenn z. B. das Rindenfeld für die Streckung des rechten Daumens in seiner ganzen Ausdehnung zerstört ist, so verliert der Daumen die Fähigkeit, isolierte Extensions- und Abduktionsbewegungen sicher und mit Kraft auszuführen; in Verbindung mit den übrigen Fingern kann er aber noch zu verschiedenen komplicierten Bewegungen in geschickter Weise verwendet werden (v. Monakow).

Sehr deutlich geht der Einfluss der Grosshirnrinde auf die Bewegungen des Menschen aus folgender Beobachtung hervor. Der Patient wurde mit linksseitiger Hemiplegie geboren. Als er, im Alter von 29 Jahren, in das Krankenhaus aufgenommen wurde, waren seine Extremitäten auf der linken Seite verkümmert; jedoch konnte er unter Anwendung von Krücken gehen, wobei er das linke Bein, welches er nicht vom Boden emporheben konnte, nachschleppte. Bei der Sektion wurde gefunden, dass die ganze rechte Hemisphäre des Grosshirns verschwunden und durch Flüssigkeit ersetzt war (L'Allemand).

Diese Erfahrungen stimmen mit denjenigen, welche an Affen gewonnen sind, sehr gut überein. In Bezug auf die Wiederherstellung der Funktionen müssen wir noch daran denken, dass die Extremitäten nicht allein auf der konvexen Oberfläche, sondern auch auf der medialen repräsentiert sind, sowie dass nach Beobachtungen an Affen gerade die gröberen Bewegungen von letzterer abhängen. Wenn also die Läsion nur den konvexen Abschnitt des Rindenfeldes trifft, so wird das unversehrt gebliebene mediale Rindenfeld noch die gröberen Bewegungen der Extremitäten beeinflussen können.

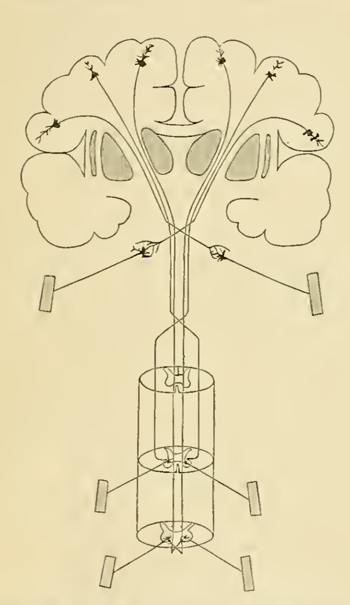
Bei ganz früh erworbenen Läsionen kann die Restitution in einem sehr erheblichen Umfang erfolgen. In einem von v. Monakow beobachteten Fall von Defekt der beiden rechten Centralwindungen war der Kranke, im Alter von 10 Jahren, imstande, sich des linken, allerdings atrophischen Armes bei allen möglichen Verrichtungen des täglichen Lebens, z. B. auch beim Ballspiel in geeigneter Weise zu bedienen; eine beträchtliche Ungeschicklichkeit war indessen beim Gebrauch der linken Hand und Finger nicht zu verkennen.

Nach einer Rindenläsion stellen sich in den gelähmten Extremitäten allmählich Kontrakturen, d. h. krankhafte, dauernde Zusammenziehungen ein. Über die hervorrufende Ursache derselben hat man verschiedene Hypothesen aufgestellt, deren Erörterung hier indes zu weit führen würde. Es sei nur bemerkt, dass nach H. Munk die Kontrakturen beim Affen vermieden werden können, wenn die erkrankten Extremitäten, sobald sie einen Widerstand gegen passive Bewegungen machen, täglich einige Minuten lang maximal gestreckt werden. Die Kontrakturen werden also durch die Bewegungslosigkeit der betreffenden Muskeln hervorgerufen. Sie bleiben daher bei solchen Tieren,

die sich nach der Operation spontan bewegen, aus, denn hierbei wird die gelähmte Extremität, obgleich sie keine isolierten Bewegungen ausführen kann, dennoch beim Gehen u. s. w. zusammen mit den anderen Extremitäten in Thätigkeit versetzt.

g. Der Verlauf der Leitungsbahnen von den motorischen Rindenfeldern nach den Muskelkernen.

Von den grossen Pyramidenzellen (vgl. Fig. 174) der Grosshirnrinde gehen Nervenbahnen aus, die durch das Centrum semiovale nach der inneren Kapsel hinzielen, durch dieselbe in den Grosshirnschenkel übergehen und sich dann distalwärts bis zu den Ursprungskernen der motorischen Nerven fortsetzen, um welche Kerne sie sich in ihren Endverzweigungen aufsplittern. Die Verbindung der Pyramidenbahnen mit den motorischen Nerven ist eine gekreuzte. Die den motorischen Gehirnnerven zugehörigen Fasern treten in den verschiedenen Teilen des Hirnstammes auf die gekreuzte Seite über, während sich die Pyramidenfasern, welche in das Rückenmark übergehen, zum grössten Teil im Kopfmark kreuzen (Pyramiden-Seitenstrangbahn), zum Teil aber auch im Rückenmark selbst auf die andere Seite übergehen (Pyramiden-Vorderstrangbahn; vgl. das Schema Fig. 183). Nach Zerstörung der Grosshirnrinde degenerieren diese Bahnen.



Figur 183. Schema des Verlaufes der Pyramidenbahnen. Nach van Gehuchten.

Durch das Centrum semiovale verlaufen diese Bahnen, wie die klinischen Erfahrungen ergeben haben, und wie von vornherein anzunehmen ist, als ein ziemlich kompaktes Bündel; Läsionen innerhalb derselben rufen isolierte Lähmungen der Gesichts-, Arm- oder Beinmuskulatur hervor, was zeigt, dass die von den motorischen Rindenfeldern ausgehenden Bahnen auch im weiteren Verlauf voneinander getrennt sind.

In der inneren Kapsel drängen sich die Pyramidenbahnen immer näher zusammen, je tiefer der Querschnitt liegt. Nach den Versuchen von Beevor und Horsley füllen die Pyramidenbahnen den ganzen obersten Querschnitt der inneren Kapsel, mit Ausnahme des vordersten und hintersten Abschnittes. Je weiter nach unten, um so mehr werden sie auf den hinteren Abschnitt der Kapsel beschränkt, wie dies aus der Figur 184 näher ersichtlich ist.

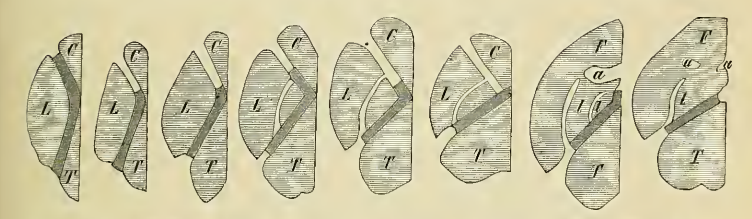
Bei Reizung der inneren Kapsel kann man sich davon überzeugen, dass die verschiedenen Pyramidenfasern auch hier ziemlich isoliert verlaufen. Ganz wie es bei einer nicht zu starken Reizung der Grosshirnrinde der Fall ist, sind einige Bewegungen bilate-

ral, die meisten aber unilateral. Die bilateralen Bewegungen sind Eversion der Lippen, Kaubewegungen, Schluckbewegungen, Adduktion der Stimmbänder; — alle diese Bewegungen sind auf beiden Seiten des Körpers gleichstark; ferner Öffnung und Schliessung der Augenlider, Vorschieben der Lippen, Zurückziehen des Mundwinkels, hier ist die Bewegung auf der gekreuzten Seite stärker. Die übrigen Bewegungen sind streng unilateral.

Wenn der Ort der Reizung vom vordersten erregbaren Abschnitt der inneren Kapsel allmählich nach hinten bewegt wird, so stellen sich bei den niederen Affen der Reihe nach folgende Bewegungen dar (Beevor und Horsley): Öffnen der Augenlider, Abweichung der Augen nach der gekreuzten Seite, Öffnen des Mundwinkels, Drehung des Kopfes und der Augen nach der gekreuzten Seite, Drehung des Kopfes allein nach der gekreuzten Seite, Bewegungen der Zunge, des Mundwinkels, der Schulter, des Ellbogens, der Handwurzel, der Finger, des Daumens, des Rumpfes, der Hüfte, des Fusses, des Kniees, der grossen Zehe, der kleinen Zehen. Auf einem und demselben Querschnitt decken sich die den verschiedenen Bewegungen entsprechenden Punkte.

h. Die Entwickelung der motorischen Rindenfelder.

Die Untersuchungen von Flechsig über die Markscheidenbildung der Nervenbahnen im centralen Nervensystem haben ergeben, dass die Pyramidenbahnen beim Menschen



Figur 184. Die motorischen Bahnen (die dunkle Partie) in den verschiedenen Niveaus der inneren Kapsel. Nach Beevor und Horsley. *L*, Linsenkern; *T*, Sehhügel; *C*, Nucleus caudatus; *a*, vordere Kommissur; *F*, Vereinigungsstelle des Linsen- und Schweifkerns.

erst am Ende des intrauterinen Lebens ihr Nervenmark bekommen. Beim Hunde werden die Pyramidenbahnen erst nach der Geburt mit ihrem Mark versehen.

Dem entsprechend ist auch die Erregbarkeit der motorischen Region bei neugeborenen Hunden gering, so dass von einigen Autoren angegeben wurde, dass die Grosshirnrinde erst vom 10. Tage an erregbar sei. Dies scheint entschieden unrichtig zu sein, denn Paneth hat z. B. gefunden, dass schon am 1.—2. Tage nach der Geburt durch Reizung der Grosshirnrinde Bewegungen am Hunde erzielt werden können. Aber auch er hebt hervor, dass die Erregbarkeit der Rinde durch allerlei Schädlichkeiten, wie Narkose oder Abkühlung, leicht vernichtet wird.

Auf der anderen Seite ist zu bemerken, dass bei dem Meerschweinchen, bei welchem die Pyramidenbahnen schon vor der Geburt ihr Mark bekommen, die Rinde schon im Uterus erregbar ist.

Von grossem Interesse ist endlich die von Herzen u. a. gemachte Erfahrung, dass neugeborene Hunde, an welchen die motorische Region exstirpirt wurde, keinerlei motorische Störungen, auch nicht in unmittelbarem Anschluss an die Operation selbst darboten. Diese Erfahrung lehrt uns, dass die motorische Region zu einer Zeit, wo die Pyramidenbahnen noch nicht anatomisch fertig ausgebildet sind, auch keiner deutlichen physiologischen Leistungen fähig ist, was übrigens auch daraus folgt, dass neugeborene Hunde erst dann anfangen, sich auf den Füssen aufzurichten, wenn die Pyramidenbahnen ihr Mark bekommen haben.

§ 2. Die Einwirkung der Grosshirnrinde auf die vegetativen Prozesse im Körper.

Bei der Darstellung der Innervation der verschiedenen vegetativen Organsysteme des Körpers habe ich schon vielfach Gelegenheit gehabt, darauf aufmerksam zu machen, dass die betreffenden Verrichtungen auch von der Grosshirnrinde aus beeinflusst werden können. Um eine einigermassen befriedigende Vorstellung von den Leistungen der Grosshirnrinde zu bekommen, ist es notwendig, diese und andere entsprechende Erfahrungen in aller Kürze hier zusammenzustellen.

Wie wir gesehen haben, ruft die künstliche Reizung des Grosshirns gar zu leicht einen epileptischen Anfall hervor, bei welchem sich die Erregung unter Mitwirkung subkortikaler Centren auf die gesamte quergestreifte Muskulatur erstreckt. Zu gleicher Zeit werden auch die Centren der Atmung, des Herzens und der Gefässe, der Verdauungswerkzeuge, der Regenbogenhaut u. s. w. miterregt — was allerdings von Interesse ist, uns indes in Bezug auf den etwaigen Einfluss der Grosshirnrinde an sich auf diese Organe und deren Verrichtungen nichts Bestimmtes ergiebt.

Bei entsprechenden Versuchen an kurarisierten Tieren wird der epileptische Anfall wegen der Lähmung der Skelettmuskeln maskiert, die denselben begleitenden Erscheinungen von Seiten der vegetativen Organe treten nichtsdestoweniger auf. Also können die an kurarisierten Tieren gewonnenen Ergebnisse nur mit grosser Vorsicht für die Frage betreffend die direkte Wirkung der Grosshirnrinde auf die vegetativen Vorgänge im Körper verwendet werden (Franck).

Der Einfluss, welcher von der Grosshirnrinde auf die vegetativen Prozesse ausgeübt wird, scheint im allgemeinen von der motorischen Region und ihrer nächsten Umgebung auszugehen. Ja, Franck behauptet, dass diejenigen Wirkungen, welche er beim Hunde nach Reizung der Grosshirnrinde auf die Atmung, das Herz, die Gefässe und die Speichelsekretion beobachtet hat, etwa von der ganzen motorischen Region aus und von keiner anderen Stelle der Rinde aus erhalten werden können. Die Athmung wird, ganz wie bei Reizung peripherer sensibler Nerven, je nach der Stärke der Reizung beschleunigt oder verlangsamt; der Umfang der Atembewegungen entweder tiefer oder oberflächlicher. Die Stimmritze verengert sich bei Tendenz zur Exspiration und erweitert sich bei Tendenz zur Inspiration, u. s. w. — Bei schwacher Reizung werden die Herzschläge in der Regel beschleunigt, bei starker verlangsamt. Die Gefässe ziehen sich zusammen. — Ferner werden in derselben Weise die Speichelsekretion und die Kontraktionen der Harnblase durch Reizung der motorischen Region ohne jede nähere Lokalisation der erregbaren Punkte beeinflusst.

Andere Autoren sind indes zu wesentlich anderen Ergebnissen gekommen. Nach Horsley und Semon haben die Muskeln der Stimmbänder und des Kehlkopfes bei den Affen ihr Rindenfeld in dem untersten Teil der Centralwindungen, und innerhalb derselben können folgende Bewegungen lokalisiert werden: 1) bilaterale Adduktion der Stimmbänder; 2) dieselbe Bewegung + Bewegungen des Schlundkopfes; 3) Hebung des Kehlkopfes, von Bewegungen des Gesichtes, der Kiefern und der Zunge begleitet; 4) Senkung des Kehlkopfes.

Bei verschiedenen Tierarten (Affe, Hund, Katze und Kaninchen) hat Spencer bei Reizung der Grosshirnrinde folgende Wirkungen auf die Atembewegungen erhalten: Verlangsamung und Stillstand der Atmung durch Reizung lateralwärts von der Basis des Tractus olfactorius an der Grenze des Lobus temporo-sphenoidalis; Beschleunigung der Atmung auf Reizung an der konvexen Oberfläche in der Gegend der motorischen Rindenfelder; klonische Inspirationssteigerung (Schnüffeln) durch Reizung an der Grenze von Bulbus und Tractus olfactorius, ebenso am Gyrus uncinatus.

Bechterew und Mislawsky erwähnen, dass die Reizung gewisser Teile der motorischen Region beim Hunde eine Gefässkontraktion und die anderer Teile eine Gefässerweiterung bewirkt.

Mehrere Autoren haben ferner gefunden, dass Reizung verschiedener Teile innerhalb der motorischen Region die Bewegungen des Magens und des Darmes beeinflusst, und zwar wird hierbei entweder eine Erschlaffung oder eine Zusammenziehung derselben erzielt.

Wenn ich noch hinzufüge, dass man von gewissen Stellen in der Gegend der motorischen Region auch verschiedene Bewegungen der Regenbogenhaut erhalten hat, so ist es wohl erlaubt zu schliessen, dass die motorische Region und ihre nächste Umgebung auf die vegetativen Vorgänge im Körper einen unverkennbaren Einfluss ausüben.

Die Bedeutung dieses Einflusses ist ohne Zweifel bei verschiedenen Organen eine sehr verschiedene. Bewegungen, welche, wie die des Kehlkopfes und zum Teil auch die des Brustkastens, besonders nach vorgängiger Übung, äusserst genau und fein abgestuft werden können, müssen natürlich in sehr naher Abhängigkeit von der Grosshirnrinde stehen, auch wenn die gröberen Bewegungen dieser Körperteile, wie sie bei der Lungenventilation stattfinden, unabhängig vom Grosshirn ausgeführt werden.

Anders mit den von der Grosshirnrinde erzielten Wirkungen auf das Herz, die Gefässmuskeln u. s. w. Diese sind, wie schon wiederholt bemerkt, wohl am richtigsten als Reflexe aufzufassen, denjenigen ähnlich, die durch allerlei centripetale Nerven ausgelöst werden. Die meisten unter ihnen stellen gewissermassen Begleiterscheinungen der unter dem Einfluss der Grosshirnrinde auftretenden Muskelbewegungen dar, und einige wenigstens, wie die Beschleunigung der Herzschläge und die Gefässkontraktion, treten ja bei jeder willkürlichen Muskelbewegung auf. Der Einfluss, den die Grosshirnrinde auf diese Verrichtungen ausübt, hat also seine wesentliche Bedeutung darin, dass hierdurch die Kreislaufsorgane den an sie zu stellenden Anforderungen angepasst werden.

In einer analogen Weise dürften wohl die übrigen Einwirkungen der Grosshirnrinde auf die dem Willen entzogenen Verrichtungen aufzufassen sein.

Endlich liegen Beobachtungen vor, welche darauf hindeuten, dass verschiedene Abschnitte des Grosshirns auf den allgemeinen Nahrungszustand einen verschiedenen Einfluss ausüben.

Wenn nämlich einem Hunde der vorderste Teil des Grosshirns an beiden Seiten in grosser Ausdehnung exstirpiert wird, hat er meistens die Neigung mager zu werden und zu bleiben; er leidet sehr häufig an einer hartnäckigen, entzündlichen Hautkrankheit, die mit starker Rötung und Jucken verbunden ist. Dagegen wird ein Hund mit beiderseitigem Verlust der Hinterlappen regelmässig fett; es kann der Fall sein, dass auch ein solcher Hund Ekzeme bekommt, diese sind aber verhältnismässig leicht in Schranken zu halten und zu heilen (Goltz).

§ 3. Die sensorischen Rindenfelder.

Um die Bedeutung der Grosshirnrinde für die Sinnesempfindungen feststellen zu können, sind wir in erster Linie darauf hingewiesen, die Empfindungsstörungen zu untersuchen, welche bei Tieren und Menschen nach Läsion, Zerstörung oder Ausschaltung verschiedener Regionen der Grosshirnrinde erscheinen. Bei Versuchen an Tieren be-

gegnet uns indes der Übelstand, dass wir nur aus den Bewegungen und dem allgemeinen Verhalten der Tiere Schlüsse in Bezug auf die etwaigen Störungen der Empfindung ziehen können. Diese Schlüsse werden daher besonders in Fällen, wo die Intelligenz des Tieres in hohem Grade herabgesetzt ist und welche Fälle gerade für den vorliegenden Zweck von massgebender Bedeutung sein könnten, sehr unsicher, und wir sind vielfach gezwungen, nur zu konstatieren, dass die Tiere durch irgend welchen Sinnenreiz in ihren Bewegungen beeinflusst werden, ohne bestimmt sagen zu können, inwiefern diese Reaktion als Ausdruck einer „bewussten“ Empfindung gelten darf, oder ob sie nicht als ein reiner Reflex aufzufassen ist. Die wichtigsten und sichersten Schlüsse ergeben sich also aus Beobachtungen am Menschen.

Auch durch Reizungsversuche, worüber näher unten, durch die Aktionsströme und vor allem durch das anatomische Studium der centripetalen Leitungsbahnen können wir wertvolle Aufschlüsse in dieser Hinsicht erhalten.

In diesem Abschnitt werden wir uns darauf beschränken, die Regionen, wo die sensorischen Bahnen in der Grosshirnrinde endigen, zu studieren. Diese Regionen werden als sensorische Rindenfelder oder als Sinnessphären (Fühlsphäre, Riechsphäre, Hörsphäre, Sehsphäre u. s. w.) bezeichnet.

a. Gefühls- und Tastsinn.

Da, wie wir gesehen haben, sogar die vollständige Ausschaltung einer ganzen Hemisphäre beim Hunde nur verhältnismässig geringe Störungen bewirkt und die Lokomotionsbewegungen des Tieres unerwartet wenig beeinträchtigt, so folgt, dass die unter dem Einfluss centripetaler Nerven stattfindende Regulation der gröberen Bewegungen auch ohne die Beteiligung der Grosshirnrinde erfolgen kann. Auf der anderen Seite zeigen Beobachtungen von Goltz, H. Munk u. a., dass beim Hunde die Exstirpation der motorischen Region und der derselben zunächst liegenden Rindenfelder allerlei Störungen des Tast- und Muskelsinns bewirkt. Hieraus folgt, dass die von allen Teilen des Körpers nach der Grosshirnrinde ziehenden Bahnen des Tast- und Muskelsinns zum grossen Teil wenigstens in das motorische Rindenfeld und dessen nächste Umgebung eintreten.

Entsprechende Sensibilitätsstörungen sind auch bei Affen nach Ausschaltung der motorischen Region beobachtet worden.

Wenn das ganze Rindenfeld für die untere Extremität ausgeschaltet wird und infolge dessen die Muskeln der gekreuzten Extremität keine feineren Bewegungen mehr ausführen können, so ist nach der Operation einige Tage lang eine vollständige Empfindungslosigkeit dieser Extremität zu bemerken, und eine gewisse Abnahme der Sensibilität bleibt hier dauernd zurück.

Bei noch ausgedehnterer Zerstörung sind die feineren Bewegungen der Hand und der Pfote dauernd aufgehoben, und während einiger Zeit nach der Operation ist die Empfindlichkeit für sensible Reize sehr herabgesetzt, so dass das Tier nur auf sehr schmerzhafte Eingriffe reagiert; die Empfindlichkeit der Hand und der Pfote ist aber dauernd so gering, dass eine daselbst angebrachte Klemme gar keine Reaktion von seiten des Tieres hervorruft (Mott).

Obgleich die an Menschen gewonnenen Erfahrungen in vielen Punkten voneinander differieren, so scheint es sich indes immer bestimmter herauszustellen, dass die motorische Region und ihre nächste Umgebung auch beim Menschen das Rindenfeld des Tastsinnes darstellt. — Sehr bemerkenswert ist aber die Erfahrung, dass sich die motorische und die sensible Störung in der Regel nicht decken. In einigen Fällen findet die Lähmung bei den meisten Muskeln der gekreuzten Seite statt, während die begleitende Sensibilitätsstörung nur geringen Umfangs ist;

in anderen hat dagegen bei cirkumskripter Lähmung die Herabsetzung der Sensibilität einen sehr bedeutenden Umfang.

Aus den Zusammenstellungen der hierher gehörigen klinischen Fälle geht indes ganz bestimmt hervor, dass betreffend Sensibilitätsstörungen Läsionen der Occipital-, Temporal- und des grössten Teils der Frontallappen belanglos sind, dass also das Rindenfeld, dessen Läsion von solchen Störungen begleitet wird, die Central- und Parietalwindungen, den Lobus paracentralis sowie möglicherweise den hinteren Teil der Frontalwindungen umfasst. Wie ersichtlich fällt diese Region, wenn auch nicht vollständig, mit dem motorischen Rindenfeld zusammen (Nothnagel).

Betreffend reine Störungen der Bewegungsempfindungen ist unser Wissen zur Zeit noch sehr mangelhaft. Aus dem geringen diesbezüglichen Material scheint indes hervorzugehen, dass diese Empfindungen eigentlich nur bei Läsionen innerhalb der Parietalwindungen herabgesetzt werden. Dafür, dass die Nerven, durch welche die Bewegungsempfindungen vermittelt werden, nicht ausschliesslich wenigstens in der motorischen Region endigen, scheinen Fälle zu sprechen, bei welchen die Kranken trotz der motorischen Störung eine gute Vorstellung von passiven Lageveränderungen der Extremitäten hatten (Nothnagel).

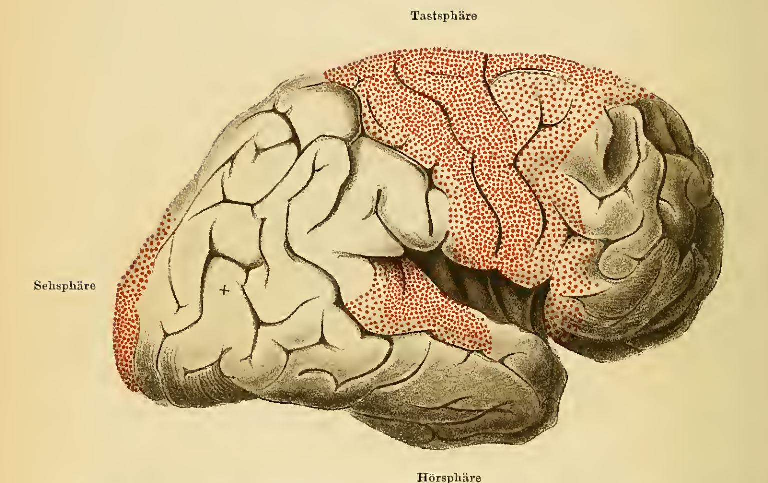
Endlich sprechen die anatomischen Erfahrungen entschieden für die Auffassung, dass das motorische Rindenfeld und seine Umgebung die Endstation der centripetalen Leitungsbahnen der Gefühls- und Tastnerven darstellen. Nach Flechsig fällt die hintere Grenze dieses Bezirkes in der Regel mit dem hinteren Rand der hinteren Centralwindung und des Lobus paracentralis zusammen. Die vordere Grenze streckt sich etwa bis zum hinteren Drittel der Frontalwindungen, die untere auf der konvexen Oberfläche bis zum Operculum, auf der medialen etwa zum Balken (vgl. Figg. 185 und 186). Nach Flechsig's Untersuchungen, deren Resultate mit denen der klinischen Beobachtungen sehr gut übereinstimmen, liegen die Ursprünge der Pyramidenbahnen nicht allenthalben mit den Endausbreitungen der am Tasten beteiligten sensiblen Nerven gleichmässig vermischt; teils vermischen sich beide, teils liegen sie etwas gesondert; besonders ist hervorzuheben, dass die Ursprünge der Pyramidenbahnen hauptsächlich in dem gesamten Lobus paracentralis, der gesamten vorderen Centralwindung und dem hinteren Teil der 1. Stirnwindung zu suchen sind.

Der Verlauf dieser Bahnen von der Peripherie ist nach Flechsig folgender. In die ventro-laterale Kerngruppe des Thalamus treten von unten her alle die Leitungen, in welchen man die Fortsetzung der hinteren Wurzeln zu suchen hat, Hauptteil der Schleifenschicht, obere Kleinhirnstiele und Längsbündel der Formatio reticularis (vgl. Fig. 187). Von dieser Kerngruppe gehen Bahnen aus, die gleichwie die übrigen sensiblen Bahnen durch den hinteren Teil der inneren Kapsel hinter den motorischen Bahnen nach der Rinde verlaufen.

Einige unter diesen, welche von Anfang des 9. Foetalmonats an ihr Mark erhalten, gelangen in die Rinde der Centralwindungen (Fig. 188 blau; ein kleines Bündel gelangt scheinbar in den unteren Teil der Sehstrahlung). Etwa einen Monat später tritt ein zweites Fasersystem (grün) auf, welches nach oben in das Grosshirnmark zum Teil in dieselben Regionen wie das System I, in den Lobus paracentralis und in den Fuss der

1. Stirnwindung gelangt; zum anderen Teil biegt es spitzwinklig nach innen um und tritt mit fast der ganzen Länge des Gyrus fornicatus in Verbindung. Die hintersten Bündel treten ins Cingulum ein und verlaufen gegen das Ammonshorn. Endlich gehören hierher Faserzüge, welche basalwärts verlaufen, in die Hakenwindung eintreten und in das Subiculum cornu Ammonis gelangen. Ein drittes System (rot), welches erst ein bis mehrere Monate nach der Geburt markhaltig wird, geht teils direkt zum Fuss der III. Stirnwindung, teils beschreibt es vielfach scharf gekrümmte Kurven, um nach der Rinde zu gelangen. Solche Bündel verlaufen nach den Stirnwindungen und nach dem mittleren Teil des Gyrus fornicatus.

Auch durch Reizung hat man sich davon überzeugen können, dass die sogen. motorische Region in der That eine Station der sensiblen Nerven darstellt. Wenn man nämlich die Centralwindungen eines nicht narkotisierten



Figur 185. Rechte Grosshirnhemisphäre von aussen. Nach Flechsig. In dieser Figur wie in Figur 186 sind die Sinnessphären rot punktiert. Die dichter punktierten Abschnitte zeigen die Bezirke an, wo die meisten sensiblen Leitungen endigen.

Menschen elektrisch reizt, so empfindet er allerdings keinen Schmerz, wohl aber stellt sich als erster Effekt der Reizung eine juckende, stechende Empfindung in demjenigen Körperteil ein, dessen Muskeln sich bei der Reizung kontrahieren — eine Erfahrung die mit den Angaben der an Rindenepilepsie leidenden Kranken über die Vorboten der epileptischen Anfälle übereinstimmt.

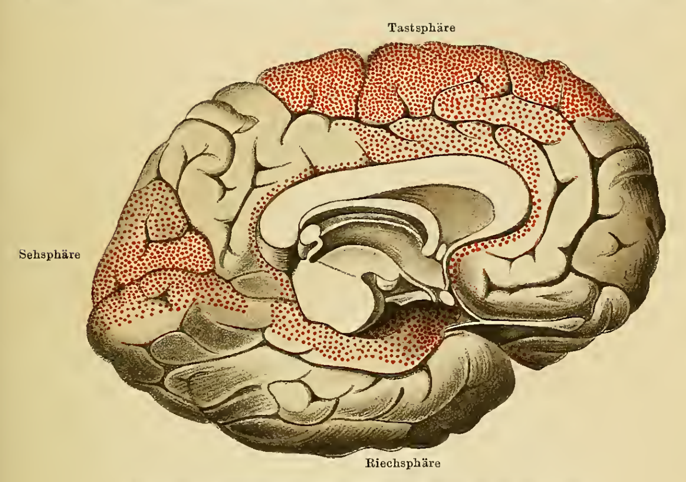
Genug, sowohl nach den klinischen Beobachtungen am Menschen, wie auch aus den Tierversuchen scheint zu folgen, dass das Rindenfeld der Gefühls- und Tastnerven (Fühlsphäre) nahe mit dem motorischen Rindenfeld zusammenfällt, dass aber hier keine Kongruenz stattfindet, indem nämlich die Fühlsphäre einen viel grösseren Umfang hat. Welche specielle Bedeutung die mit den sen-

siblen Fasersystemen II und III Flechsig's zusammenhängenden, von der motorischen Region teilweise weit entfernten Rindenfelder haben, darüber lässt sich zur Zeit nichts Bestimmtes sagen.

b. Geruchs- und Geschmackssinn.

Die mit dem Geruchsorgan in Verbindung stehenden Teile des Gehirns sind bei verschiedenen Tiergattungen sehr verschieden entwickelt, und man unterscheidet daher zwischen osmatischen und anosmatischen Tieren. Bei Menschen ist der Geruchssinn, wie schon oben (II, S. 121) bemerkt, verhältnismässig nur wenig entwickelt.

Unser Wissen über die Rindenfelder der Geruchsnerven sind fast ausschliesslich auf anatomische Beobachtungen basiert. Laut dieser würde die Riechsphäre beim Menschen den gesamten hinteren Rand der Basis des Stirnlappens und den basalen Teil



Figur 186. Innenfläche der linken Grosshirnhemisphäre. Nach Flechsig.

des Gyrus fornicatus einerseits, sowie andererseits den Uncus und einen Teil des benachbarten inneren Poles des Schläfenlappens umfassen. Diese beide Sphären hängen am Grunde der Insel zusammen (vgl. Fig. 186).

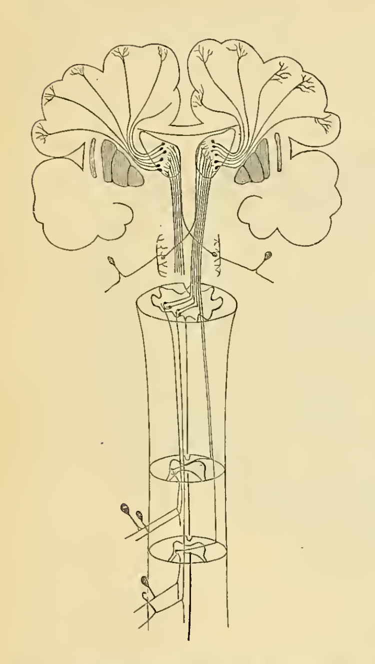
Über die Lage des Rindenfeldes für die Geschmacksnerven ist nichts Sicheres bekannt.

c. Gehörssinn.

Nach H. Munk bewirkt die doppelseitige Entfernung der Temporallappen eine vollständige Taubheit ohne jede weitere Störung. Nach Exstirpation des einen Temporallappens wird das Tier am gekreuzten Ohr taub. Entsprechende Resultate wurden auch von anderen Autoren beobachtet, es kommen aber auch Angaben vor, nach welchen die doppelseitige Ausschaltung der betreffenden Gehirnteile überhaupt nur vorübergehende oder gar keine deutlichen Zeichen von Taubheit bewirkt. Bei einem Affen, an welchem die beiden Temporallappen von Brown und Schäfer vollständig exstirpiert worden waren, erschien in unmittelbarem Anschluss an die Operation ein Zustand sehr herab-

gesetzter Intelligenz, der sich aber allmählich besserte, so dass das Tier wieder sehr intelligent wurde. Durch vielfache Untersuchungen konnten sich sowohl die genannten Autoren, als auch mehrere andere Physiologen und Ärzte davon überzeugen, dass sämtliche Sinne dieses Tieres inkl. des Gehörsinnes vollständig scharf waren. Dem gegenüber kann man also nicht behaupten, dass die Reaktionen des Tieres auf Gehörreize eigentlich durch Reizung der Hautnerven bewirkt waren.

Die Erfahrungen über den intracerebralen Verlauf der Fortsetzungen des N. cochlearis lassen indes keinen Zweifel darüber, dass gerade der Temporallappen beim Menschen wenigstens in einer sehr nahen Beziehung zu dem Gehörnerven steht. Aus den Nervenzellen des Schneckenganglions entspringend, treten die Fasern des genannten Nerven durch Vermittlung der lateralen Schleife zu dem hinteren Vierhügel (Flechsig und Bechterew). Dieser ist mit dem Corpus geniculatum int. ausgiebig verbunden, welcher seinerseits ausschliesslich mit der Rinde des Schläfenlappens zusammmenhängt (Monakow). Hier haben sich, nach Flechsig, als Endstätten des Gehörnerven die beiden Querwindungen herausgestellt.



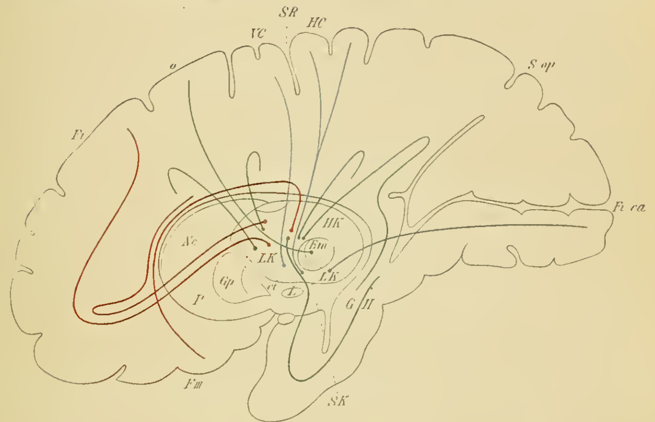
Figur 187. Schema des Verlaufes der langen sensiblen Bahnen. Nach van Gehuchten.

Diese liegen in der Tiefe der Fossa Sylvii versteckt und schieben sich zwischen den hinteren Inselrand und den aussen freiliegenden Teil der ersten Schläfenwindung hinein. Für ihre Bedeutung als Rindenfeld des Gehörnerven spricht noch der Umstand, dass in allen bisher bekannt gewordenen Fällen von totaler Taubheit infolge doppelseitiger Rindenzerstörung beim Menschen stets die Gegend der Querwindungen beiderseits lädiert war, und dass auch Fälle einseitiger Taubheit oder Schwerhörigkeit bei einseitigen Herden auf einer Verletzung dieser Region oder ihres Stabkranzes, bezw. ihrer zuleitenden Fasern in der inneren Kapsel beruhten.

Hierdurch dürfte wohl bewiesen sein, dass beim Menschen die beiden Querwindungen das Rindenfeld des Gehörnerven darstellen. Dass auch bei Tieren die Temporalwindungen für die Gehörthätigkeit bedeutungsvoll sind, scheint noch daraus zu folgen, dass Reizung derselben Bewegungen des äusseren Ohres hervorruft, welche wohl in irgend einer

Weise mit einer Erregung des Gehörnerven in Zusammenhang gebracht werden müssen. Das besondere motorische Fasersystem, welches dem Rindenfeld des Gehörnerven zugeordnet ist, findet sich nach Flechsig in den äusseren Bündeln des Hirnschenkelfusses (temporale Grosshirnrinden-Brückenbahn) und verbindet dasselbe mit dem grossen Brückenganglion.

Dass nach Ausschaltung der Temporallappen die Gehörfähigkeit nach einigen Beobachtern nicht vollständig verloren geht, dürfte aller Wahrscheinlichkeit nach davon bedingt sein, dass die Gehörnerven bei den untersuchten Tieren nicht allein in diesen Lappen, sondern auch anderswo in der Gehirnrinde endigen, dass sich also die Gehörnerven über eine verhältnismässig grosse Region ausbreiten, obgleich sie im Temporallappen am meisten koncentriert sind.



Figur 188. Die sensiblen Fasersysteme des menschlichen Gehirns im Sagittalschnitt. Nach Flechsig. *Gp*, Globus pallidus; *P*, Putamen; *Nc*, Nucleus caudatus; *LK*, *SK*, *Em*, ventrolaterale, *HK*, dorsomediale Kerngruppen des Sehhügels; *ci*, innere Kapsel; *L*, Luy'scher Körper; *FI*, erste Stirnwindung; *FIII*, dritte Stirnwindung; *GH*, Gyrus hippocampi; *VC*, vordere, *HC*, hintere Centralwindung; *SR*, Sulcus Rolandi; *Fi. ca*, Fissura calcarina. Das sensible System I ist blau, System II grün und System III rot.

d. Gesichtssinn.

Sowohl experimentelle, als klinische und anatomische Untersuchungen weisen darauf hin, dass das Rindenfeld des Opticus wesentlich im Occipitallappen zu suchen ist. Betreffend dessen feinere Abgrenzung gehen die Angaben indes vielfach auseinander, was zum Teil wenigstens davon abhängt, dass die Schärfe der Lokalisation bei verschiedenen Tiergattungen erheblich verschieden zu sein scheint.

Beim Hunde findet nach H. Munk eine Projektion der beiden Netzhäute auf die Occipitallappen in folgender Weise statt. Jede Netzhaut ist mit ihrer äussersten lateralen Partie der äussersten lateralen Fläche des gleichseitigen Occipitallappens zugeordnet. Der viel grössere Teil jeder Netzhaut gehört zu dem viel grösseren übrigen Teil des gekreuzten Occipitallappens, und zwar so, dass man sich die Netzhaut derart auf die Sehsphäre projiciert denken kann, dass der laterale Rand des Netzhautrestes dem lateralen Rand des Occipitallappenrestes, der innere Rand der Netzhaut dem medialen Rand des Occipital-

lappens, der obere Rand der Netzhaut dem vorderen Rand des Occipitallappens, und endlich der untere Rand der Netzhaut dem hinteren Rande des Occipitallappens entspricht.

Dem gegenüber hat vor allem Goltz, ferner Loeb, Luciani und andere bemerkt, dass man beim Hunde auch nach Exstirpation anderer Teile der Grosshirnrinde (Parietal- und Temporallappen) Sehstörungen begegnet, dass partielle Exstirpationen innerhalb des Occipitallappens nicht notwendig Sehstörungen bewirken, dass nach beiderseitiger Exstirpation der Occipitallappen allerdings eine starke Herabsetzung des Sehvermögens und eine sehr beträchtliche Abnahme der Intelligenz auftreten, ohne dass jedoch das Tier als völlig blind bezeichnet werden kann. Denn obgleich das Tier sich weder um die geballte Faust noch um die Peitsche oder um ein brennendes Licht kümmert, so vermag es doch Hindernisse ziemlich wohl zu vermeiden, auch wenn es nicht an dieselben anstösst und also nicht durch Tastempfindungen geleitet wird.

Die zuletzt erwähnten Beobachtungen ergeben, dass das geistig sehr heruntergekommene Tier entweder durch die noch zurückgebliebenen Rindenabschnitte Gesichtsempfindungen bekommt, oder auch dass die Netzhauterregung unter alleiniger Beihilfe von subkortikalen Centren die Bewegungen des Tieres regeln kann. Die übrigen Erfahrungen scheinen ganz entschieden gegen die ausschliessliche Lokalisation des Gesichtssinns im Occipitallappen zu sprechen. Wir müssen uns daher die Endausbreitung der Sehbahnen im Gehirn des Hundes so vorstellen, dass sie allerdings in der grössten Menge nach dem Occipitallappen hinzielen, sich zum Teil aber auch auf andere Rindenbezirke verteilen — also ganz entsprechend wie dies wahrscheinlich mit den Bahnen des Gehörsinnes der Fall ist. Wenn dies richtig ist, so kann auch die feine Projektion der Netzhäute auf die Occipitallappen, wie Munk sie beschreibt, nicht stattfinden.

Bei dem Affen scheint die Lokalisation der Gesichtsempfindungen viel schärfer als beim Hunde zu sein. Nach den im grossen und ganzen unter einander gut übereinstimmenden Beobachtungen von H. Munk, Brown und Schäfer und anderen bewirkt die Exstirpation eines ganzen Occipitallappens Verlust des Sehvermögens auf den entsprechenden Hälften der beiden Netzhäute (gleichseitige Hemianopsie), und die doppelseitige Exstirpation der Occipitallappen vollständige Blindheit. Auch bei dem Affen soll nach H. Munk eine Projektion der Netzhäute auf die Occipitallappen, wie die oben für den Hund beschriebene, stattfinden. Nach partieller Exstirpation innerhalb des Occipitallappens haben aber Brown und Schäfer keine sicheren Resultate in dieser Richtung erzielt.

Klinische Erfahrungen ergeben unzweifelhaft, dass wir auch beim Menschen das Rindenfeld des Sehnerven im Occipitallappen haben. Nach einer genügend umfangreichen Läsion der Occipitalrinde auf der einen Hemisphäre tritt, ganz wie bei den Affen, gleichseitige bilaterale Hemianopsie auf. Die Hemianopsie ist vollständig, wenn die Trennungslinie des Gesichtsfeldes gerade mit der durch den Fixationspunkt gehenden Vertikalen zusammenfällt. Dies findet indes bei Grosshirnläsionen nur ausnahmsweise statt. In der Regel ist die Hemianopsie eine unvollständige und, was von einer besonderen Bedeutung erscheint, es kommt in einzelnen Fällen vor, dass bei doppelseitiger Hemianopsie (nach Läsionen der beiden Occipitallappen) die Maculapartie ganz frei bleibt.

Betreffend die Frage, welche Teile des Occipitallappens als wirkliches Rindenfeld des Sehnerven aufzufassen ist, gehen die Ansichten beträchtlich auseinander. Nach Nothnagel entspräche es dem Cuneus und der ersten Occipitalwindung, nach Vialet der ganzen medialen Oberfläche des Occipitallappens, andere dehnen das betreffende Feld noch weiter aus, auf die

1. bis 3. Occipitalwindung, ja auf den Gyrus angularis, welcher letztere nach Ferrier gerade die Region für das deutlichste Sehen sein sollte. Dem gegenüber vertritt besonders Henschen die Ansicht, dass nur die Rinde der Fissura calcarina als Rindenfeld des Opticus zu betrachten sei.

Eine Übereinstimmung zwischen den verschiedenen Autoren ist also noch nicht erzielt worden. Auf seine entwickelungsgeschichtlichen Studien gestützt hebt Flechsig hervor, dass die Hauptmasse der optischen Leitungsbahnen in der Wand der Fissura calcarina endigt und dass die ausserhalb derselben gelegenen Gebiete der Sehsphäre (mediale Oberfläche des Occipitallappens und zu geringem Teil die erste Occipitalwindung und der Occipitalpol) nur einen beschränkten Anteil an den eigentlichen Sehleitungen hätten.

Was sonst den Verlauf der optischen Leitungsbahnen betrifft, haben die hierhergehörigen Untersuchungen der Hauptsache nach folgendes ergeben. Die aus der Ganglienzellenschicht der Netzhaut stammenden NN. optici kreuzen sich teilweise im Chiasma und zwar in der Weise, dass die aus der lateralen Partie der Netzhaut kommenden Fasern ungekreuzt bleiben; mit ihren Endverzweigungen splittern sie sich dann teils um Nervenzellen in den vorderen Vierhügeln, teils und zum grössten Teil um Zellen des Corpus geniculatum externum auf. Nach den meisten Autoren endigt noch ein Zweig des Opticus im Pulvinar, was aber von Flechsig entschieden in Abrede gestellt wird. Von diesen Zellen entstehen neue Bahnen, welche als die Gratiolet'sche Sehstrahlung nach dem Occipitallappen hinzielen.

Von dem Occipitallappen gehen nach Flechsig kortikofugale Fasern in die Sehstrahlung über: diese führen Erregungen von der Grosshirnrinde nach dem Thalamus und dem vorderen Vierhügel, durch deren Vermittlung von dem Occipitallappen aus Erregungen auf verschiedene Muskeln u. s. w. übertragen werden können.

Die künstliche Reizung der Rinde hinter dem Gyrus angularis hat bei Affen (H. Munk, Schäfer) konjugierte Augenbewegungen nach der gekreuzten Seite ergeben, welche, je nachdem verschiedene Punkte der betreffenden Region gereizt wurden, entweder bei erhobenem oder gesenktem oder horizontalem Blickfeld erfolgten. Die Latenzdauer dieser Bewegungen ist länger als die der entsprechenden Augenbewegungen, welche bei Reizung des Stirnlappens erscheinen, sie werden auch nach Ausschaltung desselben erhalten und werden daher wahrscheinlich unter Mitwirkung der soeben erwähnten subkortikalen Centren ausgelöst. Wenn gleichzeitig die Occipitalrinde und die Augenregion des gekreuzten Stirnlappens gereizt werden, so gewinnt diese.

e. Zusammenfassung

Aus dem hier über die Rindenfelder der Sinnesnerven Mitgeteilten scheint mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, dass bei denselben ebenso wie bei dem motorischen Rindenfeld die Koncentration immer eine schärfere wird, je höher wir in der Reihe der Säugetiere hinaufsteigen, wie auch, dass die Bedeutung dieser Felder für die Sinnesempfindungen eine immer grössere wird. Ferner zeigt es sich als allgemeine Regel, dass allen

diesen sensiblen Rindenfeldern centrifugale Bahnen zugeordnet sind, welche Reize auf Muskeln übertragen, die für die betreffenden Sinnesempfindungen in erster Linie wichtig sind: so fällt das Rindenfeld für die sensiblen Nerven der Haut, der Muskeln und der Gelenke mit dem grossen motorischen Rindenfelde wesentlich zusammen; von dem Schläfenlappen, wo das Rindenfeld des Gehörnerven liegt, erhält man Ohrenbewegungen, und vom Occipitallappen Augenbewegungen. Die tiefere physiologische und psychologische Bedeutung dieser Rindenfelder werden wir im folgenden Abschnitt erörtern.

Dritter Abschnitt.

Die psycho-physischen Leistungen des Grosshirns.

Obgleich eine eingehendere Darstellung der psychischen Leistungen des Menschen selbstverständlich in diesem Buch nicht in Frage kommen kann, ist es doch angezeigt, die durch die moderne Gehirnforschung gewonnenen wichtigsten psycho-physischen Thatsachen hier kurz zusammenzustellen, weil diese an und für sich, unabhängig von jedem psychologischen System und von jeder spiritualistischen oder materialistischen Anschauung uns einen nicht gering zu schätzenden Einblick in den verwickelten Mechanismus der Gehirnthätigkeit gestatten. Wir bezeichnen diese Leistungen als psycho-physische, um damit zu betonen, dass wir dieselben unter Ausschluss aller Metaphysik, einzig von der rein körperlichen Seite betrachten werden, ohne dadurch irgend welche Stellung in Bezug auf Spiritualismus oder Materialismus nehmen zu wollen.

§ 1. Die Bedeutung der motorischen und sensorischen Rindenfelder.

Wie wir gesehen haben, stellen die motorischen Rindenfelder den kortikalen Ursprungsort der langen motorischen Leitungsbahnen dar, und in den verschiedenen sensorischen Rindenfeldern endigen die verschiedenen sensiblen Leitungsbahnen. Welches ist die physiologische und psycho-physische Bedeutung dieser Rindenfelder?

Den theoretisch einfachsten Fall haben wir wohl in den Rindenfeldern der höheren Sinne zu suchen, denn bei diesen spielen die Körperbewegungen nur eine verhältnismässig untergeordnete Rolle und treten bei weitem nicht so in den Vordergrund, wie dies bei der Fühlsphäre der Fall ist. Wir beginnen daher mit jenen.

Die zur Zeit allgemeinste Auffassung ist wohl die, dass die Erregung dieser Rindenfelder an und für sich die entsprechenden einfachen Sinnesempfindungen hervorruft, dass also die einfachen Gesichtsempfindungen in der Sehsphäre des Hinterhauptlappens, die einfachen Gehörsempfindungen in der Hörsphäre des Schläfenlappens u. s. w. entstehen.

Dies kann aber nicht als wirklich nachgewiesen erachtet werden. Folgen wir z. B. den Leitungsbahnen der optischen Eindrücke von der Peripherie nach der Grosshirnrinde, so ist es ohne weiteres ersichtlich, dass jede vollständige Unterbrechung derselben, gleichviel wo sie stattfindet, eine vollständige Erblindung verursachen muss, sowie dass jede partielle Unterbrechung, gleichviel wo, wenn sie nur immer dieselben Teile der optischen Leitungsbahnen trifft, notwendig eine partielle Blindheit hervorrufen wird. In dieser Hinsicht ist es ganz gleich, ob die Unterbrechung durch eine periphere Läsion oder durch die Läsion eines entsprechenden Teiles des optischen Rindenfeldes stattfindet[1]). Nur wenn man postuliert, dass die Thätigkeit jedes noch so kleinen Teiles der Grosshirnrinde bewusste Vorgänge hervorbringen soll, kann man also sagen, dass die einfachste Gesichtsempfindung durch die Erregung des optischen Rindenfeldes hervorgerufen wird. Dieses ist aber nur ein unbewiesenes Postulat.

Übrigens sind auch die allereinfachsten Zustände in unserem Bewusstsein immerhin noch sehr kompliciert. Bei dem einfachsten optischen Eindruck, einem leuchtenden Punkt, bemerken wir nicht allein die Lichtstärke und die Farbe, sondern auch die Lage im Gesichtsfeld, die scheinbare Entfernung vom Auge, die scheinbare Grösse. Dies alles wird beim ersten Anblick ohne weiteres erkannt, und es ist wenigstens sehr schwer sich vorzustellen, dass es durch die alleinige Thätigkeit des optischen Rindenfeldes zu stande kommen könnte.

Es scheint daher richtiger, anzunehmen, dass vom optischen Rindenfeld aus Bahnen ausgehen, welche dasselbe mit anderen Rindenregionen verbinden, und dass sogar die allereinfachste Gesichtsempfindung ihr Entstehen dem Zusammenwirken mehrerer, verschiedener Rindenregionen verdankt. Hierbei wird natürlich die vom optischen Rindenfeld zugeführte Erregung eine wichtige, ja in den meisten Fällen wahrscheinlich die wichtigste Komponente darstellen. Besonders ist mit Flechsig zu betonen, dass das, was der Empfindung ihren lebhaften Charakter verleiht, was sie sinnlich scharf und deutlich macht, gerade durch diese Komponente zu stande kommt.

Wie vielfach die verschiedenen Sinnessphären untereinander verbunden sind und eine wie grosse Bedeutung dies für die psychische Verwertung unserer Sinneseindrücke hat, geht sehr schön aus folgender Erfahrung an operierten Blindgeborenen hervor. Das optische Erkennen eines ihnen geläufigen äusseren Objekts lernen sie durch gleichzeitige Betastung desselben; hierbei gewinnt die Gesichtswahrnehmung durch die Tastvorstellung ihre richtige Deutung. Wenn der Operierte aber nur ein einziges Mal ein beliebiges Objekt in dieser Weise untersucht hat, vermag er es mit dem Auge sofort wiederzuerkennen.

Die Verbindungen des optischen Centrums mit den übrigen Teilen der Grosshirnrinde waren also schon da, und es war dem Operierten nur notwendig, den Gesichtseindruck mit dem Tasteindruck ein einziges Mal zu vergleichen, um das optische Erinnerungsbild des Gegenstandes bleibend zu fixieren. Es scheint also keine Rede davon sein zu können, dass die optischen Erinnerungsbilder, wie man es sich vielfach vorstellt,

---

[1]) Ich sehe hierbei natürlich von dem eigenen Einfluss der niederen optischen Centren ganz ab.

im optischen Rindenfeld so zu sagen eingeprägt sind, denn dann dürfte bei Fällen, wie dem besprochenen, dieses Einprägen doch nicht so ausserordentlich schnell stattfinden können.

Was hier über das Rindenfeld des Sehnerven ausgeführt ist, gilt natürlich auch für die Rindenfelder der anderen höheren Sinnesnerven sowie für diejenigen des Gefühls- und Tast- u. s. w. Nerven: die in diesen ausgelöste Erregung wird unter Vermittlung neuer Bahnen auf andere Teile des Gehirns übertragen, und durch das Zusammenwirken mehrerer verschiedener Rindenregionen werden die auf diese Sinne sich beziehenden bewussten Vorgänge hervorgerufen.

Aus unserem ganzen Wissen über die Thätigkeit der nervösen Centralorgane geht endlich mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor, dass die motorischen Rindenfelder nicht an sich die Körperbewegungen, insofern diese durch eine Rindenthätigkeit hervorgerufen werden, auslösen dürften. Haben wir ja gesehen (vgl. II, S. 103), wie sich bei dem Affen eine Extremität, deren sensible Nerven vollständig durchtrennt sind, nicht mehr bewegt, obgleich die motorischen Leitungsbahnen von der Grosshirnrinde noch völlig unversehrt sind. Damit die von der motorischen Region ausgehenden Leitungsbahnen für die Skelettmuskeln erregt werden sollen, müssen sie von anderen Nervenbahnen her erregt werden.

Als solche Bahnen hat man sich natürlich in erster Linie die in der motorischen Region und deren nächster Nähe endigenden sensiblen Nerven zu denken, und es ist ja von vornherein nicht zu verneinen, dass bei allerlei einfachen Bewegungen die centrifugale Erregung als eine Art von Reflex durch den centripetalen Reiz ausgelöst wird. Bei allen komplicierteren Bewegungen und besonders bei der Einübung von neuen Bewegungsformen dürfte aber dieser Mechanismus lange nicht genügen, sondern es müssen sich hieran auch mehrere andere Rindenabschnitte beteiligen, von welchen aus die Ursprungszellen der motorischen Bahnen endlich erregt werden.

Für diese Folgerung spricht schon der Umstand, dass man bei künstlicher Reizung innerhalb des motorischen Rindenfeldes immer nur cirkumskripte Bewegungen oder einen allgemeinen Krampf erzielt, während auch die einfacheren willkürlichen Bewegungen das geordnete Zusammenwirken mehrerer verschiedener Muskelgruppen erfordern. — Als weitere Stütze der hier vorgetragenen Auffassung dürfte auch folgende Erfahrung herbeigezogen werden können. Wenn man durch elektrische Reizung das Rindenfeld eines bestimmten Körperteils aufsucht und es dann durch einen kreisförmigen Schnitt von der übrigen Rinde isoliert, so hat dies ganz dieselbe Wirkung als eine Exstirpation der betreffenden Stelle, und zwar auch dann, wenn die Blutzufuhr durch die Operation nicht gestört wird (Marique, Exner und Paneth).

Gegen die Auffassung, dass die willkürlichen motorischen Impulse in irgend welcher Weise in den motorischen Rindenfeldern entstehen sollten, spricht endlich folgender Versuch von J. R. Ewald sehr deutlich. Wenn man an einem Hund ein kleines Loch im Schädel anlegt und dort nach Eröffnung der Dura in geeigneter Weise Elektroden befestigt, so kann man die elektrische Reizung der Rinde auch bei dem ungefesselten Tiere ausführen. Je nachdem die Reizung das eine oder andere motorische Rindenfeld trifft, werden verschiedene Bewegungen ausgelöst, von welchen aber das Tier gar keine Notiz nimmt, auch wenn dadurch eine gerade stattfindende willkürliche Bewegung unterbrochen wird.

Auch bei Reizung ausserhalb des motorischen Rindenfeldes können nach Ewald an ungefesselten Hunden Bewegungen erhalten werden, welche mit den in diesen Regionen repräsentierten Sinnen keinen direkten Zusammenhang haben. So bekommt man mitten aus der Sehsphäre häufig Bewegungen des Vorderbeins, mitten aus der Hörsphäre Kieferbewegungen u. s. w.

Sonst bekommt man, wie oben bemerkt, von den Rindenfeldern der höheren Sinne nur Bewegungen in solchen Muskeln, welche dem entsprechenden peripheren Sinnesorgan zugeordnet sind, also bei Reizung des Hinterhauptlappens Augenbewegungen, bei Reizung des Schläfenlappens Ohrenbewegungen.

Eine nähere Analyse des beim Auftreten dieser Bewegungen stattfindenden Mechanismus steht noch aus, und ich will mich nicht weiter auf das Feld der Hypothesen einlassen; vielleicht bin ich schon zu weit gegangen.

§ 2. Die Sprachvorstellungen.

Unsere Sprachvorstellungen erfordern, wie schon eine nur oberflächliche Überlegung über das Zustandekommen derselben ergiebt, die Zusammenwirkung einer grossen Anzahl verschiedener Rindenteile. Durch verschiedene Läsionen der Grosshirnrinde und des Centrum semiovale werden verschieden artige, deutlich hervortretende Störungen der Sprachvorstellungen u. s. w zuwege gebracht. Das Studium dieser Störungen lässt uns einen nicht gering zu schätzenden Einblick in den bei den psycho-physischen Prozessen stattfindenden Mechanismus gewinnen. Ich folge hierbei wesentlich v. Monakow.

Das neugeborene Kind hat ein vollständiges Vermögen, alle seine Muskeln zu bewegen, es sieht und es hört. Ihm ermangelt dagegen in wesentlichem Grade das Vermögen, die Thätigkeit der einzelnen Muskelgruppen zu zweckmässigen Bewegungen zu koordinieren, es versteht nicht was es sieht, es begreift nicht was es hört, seine einzige Sprache ist das Schreien. Nun fangen sowohl das Seh- als auch das Hörvermögen an geübt zu werden. Das Kind lernt allmählich die Menschen und die gewöhnlichsten Gegenstände seiner Umgebung erkennen, es hört die Worte, mit welchen diese Menschen und Gegenstände benannt werden, und lernt nach und nach auch diese erkennen. Endlich fängt es selber an, diese Laute nachzuahmen; nach mehreren vergeblichen Versuchen gelingt es ihm zuletzt, den ersten verständlichen und ordentlich artikulierten Laut hervorzubringen: dies ist gewöhnlich der Name der Mutter, Mama.

Und so geht es unaufhörlich weiter; das Kind gewinnt eine immer mehr umfassende Kenntnis von dem Aussehen verschiedener Gegenstände, lernt ihre Namen und übt sich, dieselben auszusprechen, d. h. die dabei notwendigen Bewegungen der Sprachwerkzeuge in zweckmässiger Weise auszubilden.

Schon sehr frühzeitig entwickelt sich beim Kinde das Vermögen der Begriffsbestimmung, indem die einzelnen konkreten Gegenstände derselben Art unter einen allgemeineren Gesichtspunkt zusammengefasst werden. Mit der fortschreitenden Entwickelung der geistigen Fähigkeiten des Kindes kommt es allmählich auch dazu, Begriffe über die gegenseitigen Beziehungen der verschiedenen Gegenstände zueinander, über ihre Eigenschaften, über ihre Lage in Zeit und Raum u. s. w. in seinen Gedankenkreis einzuverleiben. Endlich fangen auch die abstrakten Begriffe für das Kind an, mehr als Worte zu sein, und es eignet sich immer mehr eine allerdings noch sehr vage und unbestimmte „Weltanschauung“ an.

Bei dieser ganzen Entwickelung der geistigen Fähigkeiten spielt die Sprache eine massgebende Rolle und zwar eine um so höhere, je mehr sich das Kind mit den abstrakteren Begriffen vertraut macht. Um die Gegenstände an sich und ihre einfachsten gegenseitigen Beziehungen zu erkennen, braucht das Kind keinen grossen Wortschatz,

denn es kann dies durch die unmittelbare Anschauung leisten. Anders bei komplicierteren Beziehungen konkreter Gegenstände und besonders bei abstrakten Begriffen: hier kann nur durch die Sprache eine befriedigende Auffassung erhalten werden.

Die Namen der konkreten Gegenstände haben also für unsere geistigen Leistungen eine viel geringere Bedeutung als die Worte, durch welche die abstrakten Begriffe bezeichnet werden, und wir können daraus schliessen, dass letztere eine bedeutend vielseitigere Thätigkeit des Gehirns als erstere notwendig haben. Dementsprechend finden wir auch bei gewissen infolge von Gehirnleiden auftretenden Sprachstörungen (leichtere Formen der sogen. amnestischen Aphasie), dass die Kranken die Eigennamen und Sachnamen vergessen, während abstrakte Substantiva, Zeitwörter, Beiwörter, Bindewörter u. s. w. noch erhalten sind.

Eine wesentliche Bereicherung erfahren die Sprachvorstellungen, wenn das Kind mit dem Lesen und Schreiben beginnt. Die in der Schriftsprache benutzten Symbole des gesprochenen Wortes, die Buchstaben und die daraus zusammengesetzten Wörter, werden in derselben Weise wie die gesprochenen Worte eingeprägt, und zu gleicher Zeit bildet sich die Fähigkeit aus, diese Symbole selber in Schrift zu reproducieren. Ganz wie andere Bewegungen werden die beim Schreiben ausgeführten durch verschiedene centripetale Erregungen kontrolliert.

Unsere Sprachleistungen sind also die Summe von folgenden Komponenten: die Erinnerungsbilder der gesprochenen und geschriebenen (gedruckten) Worte; die Fähigkeit, die beim Sprechen und Schreiben notwendigen koordinierten Bewegungen auszuführen; diese Fähigkeit ist ihrerseits mit einer stetigen Kontrolle durch entsprechende centripetale Erregungen verbunden.

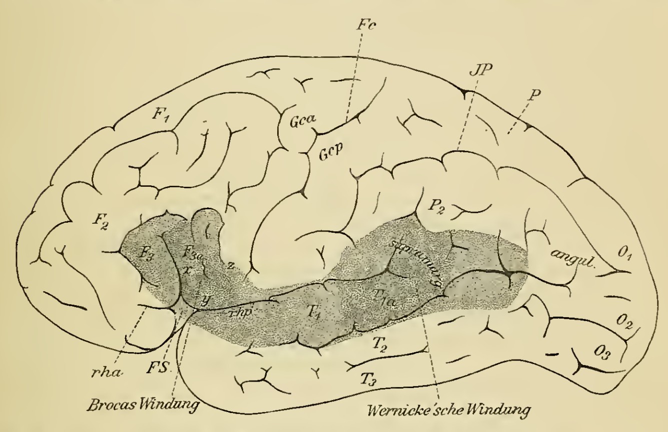
Durch Läsionen gewisser Regionen der Grosshirnrinde oder des Centrum semiovale werden die hierbei stattfindenden feinen Mechanismen mehr oder weniger gestört; diese Störungen, welche als Aphasie zusammengefasst werden, sind, hinsichtlich ihrer Art und ihres Umfanges, von dem Ort der Läsion wesentlich abhängig.

Eine der einfachsten Formen der Aphasie ist die Alexie oder Wortblindheit, welche sich dadurch charakterisiert, dass der Kranke entweder die (gedruckten oder geschriebenen) Buchstaben gar nicht mehr erkennt oder auch aus denselben die Wörter nicht mehr zusammensetzen kann. Diese Störung tritt ein, wenn (bei Rechtshändern) das Mark des linken Gyrus angularis und der zweiten Occipitalwindung lädiert ist, wobei die entsprechende Rindenregion unversehrt sein kann. Die einfache Alexie wäre demnach durch die Unterbrechung von Associationsfasern zwischen dem optischen Rindenfeld und anderen, für die Sprachvorstellungen wichtigen Rindenregionen hervorgerufen. Dass die Rinde des Gyrus angularis an sich nicht, wie es sich mehrere Autoren vorstellen, als „Centrum" für das Lesen aufgefasst werden darf, scheint unter anderem daraus hervorzugehen, dass bei oberflächlicher Läsion derselben die Alexie nicht notwendig eintritt.

Die Alexie kann ohne andere Sprachstörungen verlaufen, was leicht zu verstehen ist, wenn wir uns daran erinnern, dass das Lesen bei der Entwickelung unserer Sprachvorstellungen (nebst dem Schreiben) die letzte Instanz ist und also auf die übrigen Sprachmechanismen nur einen verhältnismässig geringen Einfluss ausüben dürfte.

Auch das Schreiben kann bei vorhandener einfacher Alexie noch möglich sein, was sich dadurch erklärt, dass die beim Schreiben wirksamen Associationsbahnen der Läsion entgangen sind. Es kann dem Kranken sogar gelingen, eine Schrift zu dechiffrieren, indem er beim Anblick der Buchstaben die denselben entsprechenden Schreibbewegungen ausführt. Das Lesen findet hier unter Anwendung der Erinnerungsbilder dieser Bewegungen statt, indem diese durch Associationsfasern mit Rindenfeldern in Verbindung gebracht werden, welche die noch übrigen Sprachvorstellungen vermitteln.

Andere Störungen der Sprache werden durch Läsionen innerhalb der in Figur 189 dunkler schraffierten Region und des darunter liegenden Markes zuwege gebracht und zwar bei Rechtshändern nur, wenn die Läsion die linke Hemisphäre trifft. Hierbei zeigen sich je nach dem Sitz und der Ausdehnung der Läsion ziemlich bedeutende Verschiedenheiten sowohl in Bezug auf die Art, als auch auf die Intensität der Sprachstörungen, welche in zwei,



Figur 189. Laterale Ansicht der linken Grosshirnhemisphäre mit der Sprachregion. Nach v. Monakow. Das dunkelschraffierte Feld ist die eigentliche Sprachregion.

durch vielfältige Modifikationen ineinander übergehende Gruppen (motorische und sensorische Aphasie) geteilt werden können, je nachdem die expressiven oder die perceptiven Sprachleistungen durch die Läsion mehr gelitten haben.

Die motorische Aphasie, welche durch die oben erwähnte Arbeit Broca's für die Entwickelung unserer Anschauungen über die Verrichtungen des Grosshirns von einer so grossen Bedeutung gewesen ist, tritt in ihrer reinsten und einfachsten Form hervor, wenn nur die speciell motorischen Sprachleistungen aufgehoben sind, d. h. wenn die willkürliche Sprache, das Nachsprechen und das laute Lesen verloren gegangen sind, dagegen das Schreiben, das Verständnis der Schrift und des gesprochenen Wortes noch normaler Weise von statten gehen. Dies trifft indes nur bei subkortikaler Läsion unter dem hinteren Drittel der III. Stirnwindung zu. Hier sind ausschliesslich die nach der inneren Kapsel zielenden, den Sprechbewegungen dienenden Leitungsbahnen unterbrochen.

Wenn aber die Rinde des hinteren Teiles der III. Stirnwindung (Broca's Windung) lädiert ist, so treten auch in den leichtesten Fällen andere Störungen der Sprache auf. Der Kranke hat ausser dem Sprechvermögen auch das spontane Schreiben wesentlich eingebüsst, kann es aber grösstenteils wieder erlernen; auch das Schreiben nach Diktat ist bald nach dem Eintritt der Läsion wohl immer teilweise geschädigt.

Noch bedeutender sind die Störungen, wenn die III. Stirnwindung linkerseits in einer etwas grösseren Ausdehnung lädiert ist. In diesem Falle zeigt sich das spontane Schreiben sowie das Schreiben nach Diktat schwer geschädigt, was nicht von der Lähmung des rechten Armes bedingt ist; das Verständnis des geschriebenen oder gedruckten Wortes ist jedenfalls erschwert, auch wenn keine ohne weiteres erkennbaren Störungen zurückbleiben. Die Kranken ermüden schnell beim Lesen; sie sind nicht im stande, die Worte zu finden, wenn die diese zusammensetzenden Buchstaben, der eine nach dem anderen, ihnen gezeigt werden, und sie können ausserdem unfähig sein, die Worte zu erkennen, wenn die Buchstaben in vertikaler, statt wie gewöhnlich in horizontaler Reihe geschrieben sind u. s. w. Dagegen ist das Verständnis des gesprochenen Wortes sowie die Fähigkeit zum Abschreiben im allgemeinen unversehrt.

Diese Form von Aphasie zeichnet sich also vor allem durch Störungen in der Koordination der beim Sprechen und Schreiben notwendigen Bewegungen aus; hierzu gesellt sich aber auch eine Störung des Lesevermögens, was alles teils durch die Rindenläsion an sich, teils durch Unterbrechung von Associationsbahnen zu erklären ist. Bei den meisten Menschen ist erfahrungsgemäss auch das stille Lesen mit mehr oder weniger deutlichen Bewegungen der Sprachwerkzeuge verbunden, wie ja auch das Erlernen des Lesens in der Weise stattfindet, dass die Buchstaben, bezw. die Wörter laut ausgesprochen werden. Bei dem Verständnis des geschriebenen oder gedruckten Wortes dürfte also die Wahrnehmung der bei der Aussprache stattfindenden Bewegungen in der Regel eine sehr wesentliche Rolle spielen, infolgedessen die durch Läsion der III. Stirnwindung in erster Linie bewirkte Bewegungsstörung wegen der Ausschaltung der Association zwischen verschiedenen Rindenregionen auch auf das Vermögen, die Schrift zu verstehen, mehr oder weniger einwirken muss. Je geläufiger aber das Lesen ist, eine um so geringere Rolle wird natürlich diese Association zwischen Laut und Schrift spielen, und um so geringer wird sich auch die Alexie bei Läsion dieser Rindenregion darstellen müssen.

Wenn die obere Schläfenwindung in genügender Ausdehnung beschädigt wird, so erscheint die andere typische Form der Aphasie, welche wegen ihres augenfälligsten Symptomes als Worttaubheit oder nach Wernicke, welcher diese Form zuerst beschrieben hat, sensorische Aphasie bezeichnet wird.

Auch hier haben wir Fälle, wo die Störung eine ganz einfache ist: der Kranke kann sprechen, lesen und schreiben, die innere Sprache ist erhalten, nur kann er nicht mehr das gesprochene Wort verstehen, während er jedes leise Geräusch und jeden Ton nicht nur hört, sondern auch richtig deutet. Ihm ermangelt also das Vermögen, die Klänge der Buchstaben richtig zu deuten, was aller Wahrscheinlichkeit nach von einer Unterbrechung gewisser Associationsbahnen mit gleichzeitiger Erhaltung der übrigen im Dienste der Sprachvorstellungen stehenden Nervenelemente bewirkt wird.

In der Regel ist aber die Worttaubheit mit viel ernsthafteren Störungen der Sprachvorstellungen verbunden, wie ja auch leicht zu verstehen ist, wenn wir bedenken, einen wie grossen Einfluss die gesprochenen Worte auf die gesamten Sprachvorstellungen haben und wie vielfach die akustischen Associationsbahnen mit den übrigen Regionen des Gehirns verbunden sein müssen. Bei Rindenläsionen im Schläfenlappen müssen daher zahlreiche Associationsbündel mehr oder weniger beschädigt werden und infolgedessen vielerlei Sprachstörungen die Worttaubheit begleiten.

Die klinische Erfahrung hat in dieser Hinsicht folgendes ergeben. Die willkürliche Sprache erscheint (bei Läsionen im hinteren Teil der ersten Schläfenwindung) oberflächlich betrachtet nicht wesentlich beeinträchtigt, sie ist aber in der Wirklichkeit stets paraphasisch, d. h. die Kranken zeigen Neigung zur Wortverwechslung und zum Reden in Kauderwelsch, und da die Klangkontrolle stark geschädigt ist, so wird sich der Kranke der gemachten Fehler nicht immer bewusst. Das Nachsprechen ist meist aufgehoben, weil die gehörten Worte im Gedächtnis nicht festgehalten und nicht verstanden werden können. Das laute Lesen ist erheblich gestört; die Buchstaben werden zwar gesehen, aber nicht immer als Klangzeichen von bestimmter Bedeutung erkannt. Die Fähigkeit zu schreiben, spontan und nach Diktat, ist sehr hochgradig beeinträchtigt, und die Fähigkeit zu kopieren oft etwas herabgesetzt. Ebenso finden wir, wenn die Zerstörung der ersten Schläfenwindung etwas ausgedehnter ist, auch das Verständnis der Schrift mehr oder weniger und zuweilen in einem sehr hohen Grade herabgesetzt.

Die Störungen, welche durch Läsionen der I. Temporalwindung hervorgerufen werden, können übrigens vielfach variieren, je nach der geistigen und litterarischen Entwickelung des betreffenden Individuums. Bei hochentwickeltem Lesevermögen wird sowohl das Verständnis der Schrift als auch das Sprechen und das Schreiben bei dieser Läsion weniger herabgesetzt als dies bei verhältnismässig ungeübten Individuen der Fall ist.

Nach den aphatischen Sprachstörungen kann eine Restitution in höherem oder geringerem Grade stattfinden. Diese dürfte zum Teil davon abhängig sein, dass nun die rechte Hemisphäre die durch die Zerstörung linkerseits verloren gegangenen oder herabgesetzten Leistungen übernimmt, zum Teil möglicherweise auch davon, dass sich neue Associationen unter Mitwirkung von noch übrig gebliebenen Kollateralen u. s. w. ausbilden.

Wenn die infolge einer Gehirnerkrankung auftretenden Sprachstörungen einigermassen erheblich sind, müssen natürlich auch die geistigen Verrichtungen in einem gewissen grösseren oder geringeren Grade gestört werden. Auch hierbei werden aber die Störungen hinsichtlich ihres Umfanges und ihrer Dauer von der Lage und dem Umfang der Läsion sowie von der Art bedingt, wie das betreffende Individuum die einzelnen Glieder des Sprachmechanismus bei seinen Sprachvorstellungen benutzt.

Bei Individuen, welche, wie dies in der Regel der Fall ist, bei ihren Sprachvorstellungen in erster Linie von den Klangbildern der Worte beeinflusst werden, muss also die Worttaubheit erheblichere Störungen der Intelligenz hervorrufen als bei Individuen, die bei ihren Sprachvorstellungen die Erinnerungsbilder des gedruckten oder geschriebenen Wortes hauptsächlich benutzen.

Ich muss mich mit diesen allgemeinen Andeutungen hier begnügen, da eine eingehendere Darstellung dieser Fragen einen viel zu grossen Raum beanspruchen würde.

Nahe den Sprachvorstellungen stehen die musikalischen, welche indes nicht mit jenen direkt zusammengeschlagen werden dürfen. Die Musik bildet eine eigene Sprache, deren feinste Nüancen nur verhältnismässig wenigen bevorzugten Individuen zugänglich sind. Die klinischen Erfahrungen der letzten Jahre haben ergeben, dass in Bezug auf die musikalischen Vorstellungen durch Hirnerkrankungen ganz die entsprechenden Störungen als betreffend die Sprachvorstellungen auftreten, und zwar zeigen diese Störungen: Verlust des Singvermögens (vokale motorische Amusie), Notenblindheit, Verlust der Fähigkeit, Noten zu schreiben (musikalische Agraphie), Tontaubheit, welche als Amusie (musikalische Aphasie) zusammengefasst werden, einen gewissen Grad von klinischer Selbständigkeit sowohl in ihrem Verhältnis zu einander, wie auch in ihrem Verhalten zur Aphasie, indem Amusie ohne Aphasie, und Aphasie ohne Amusie vorhanden sein kann. Es ist wahrscheinlich, dass wenigstens gewisse unter den besonderen klinischen Amusieformen auch eine anatomische Selbständigkeit besitzen, sowie dass sie in der Nähe derjenigen Stellen lokalisiert sind, wo man die entsprechenden Aphasieformen als lokalisiert ansieht. Für eine besondere Form von Amusie, die Tontaubheit, welche durch Verlust der Fähigkeit charakterisiert ist, musikalische Klänge als solche zu erkennen, scheint die Lokalisation in der I. oder I. und II. Windung des linken Schläfenlappens vor der Stelle, deren Verletzung Worttaubheit hervorruft, sehr wahrscheinlich (Edgren).

§ 3. Die Associationscentren Flechsig's.

Die Überlegungen in den vorhergehenden Paragraphen haben schon ergeben, dass die höheren Leistungen des Gehirns, wie sie im Dienste der geistigen Thätigkeit erfolgen, nur unter Zusammenwirkung mehrerer verschiedener Rindenregionen zu stande kommen. Auch hat die Gehirnanatomie schon längst verschiedene Fasersysteme nachgewiesen, durch welche teils die beiden Grosshirnhemisphären, teils verschiedene Regionen einer und derselben Hemisphäre miteinander zusammengeknüpft und verbunden werden. In der letzten Zeit sind unsere hierhergehörigen Kenntnisse durch die Untersuchungen Flechsig's so wesentlich bereichert worden, dass dadurch für die künftige Forschung auf diesem Gebiete ein solider Ausgangspunkt geschaffen ist.

a. Anatomisches.

Wie aus dem schon Dargestellten hervorgeht, steht nur etwa $^1/_3$ der Gesamtoberfläche des Grosshirns in direkter Verbindung mit Leitungen, welche Sinneseindrücke zum Bewusstsein bringen und Bewegungsmechanismen sowie centrifugale Nerven überhaupt anregen. Dass die übrigen Teile der Grosshirnrinde mit centrifugalen oder centripetalen Leitungen ähnlicher Art nichts zu thun haben, geht sowohl aus der anatomischen Zergliederung des Gehirns als auch daraus hervor, dass, mit Ausnahme des Geschmackssinnes, die Rindenfelder sowohl der centripetalen als der centrifugalen Nerven im grossen und ganzen uns bekannt sind.

Die übrigen Teile der Grosshirnrinde dienen zu der associativen Verbindung von den durch die Sinnesnerven zugeführten centripetalen Erregungen und zur Auslösung der im Anschluss daran auftretenden centrifugalen Erregungen, sowie auch zu der Verarbeitung der Wahrnehmungen zu höheren [geistigen Vorgängen u. s. w., kurz diese Teile sind als Organe unserer eigentlich psychischen Thätigkeit aufzufassen. Wir werden sie im folgenden als Associationscentren bezeichnen.

Die Beweisgründe für diese Anschauung finden wir sowohl in klinischen Beobachtungen als auch in den Ergebnissen der anatomischen Untersuchung.

Schon der mikroskopische Bau der betreffenden Rindenabschnitte zeigt den übrigen Rindenfeldern gegenüber eine andere Beschaffenheit. Während die Rindenfelder der Sinnesnerven einen besonders charakteristischen Bau besitzen, der bei einzelnen deutlich an die Nervenausbreitungen je in dem zugeordneten äusseren Sinneswerkzeug erinnert, tragen die Associationscentren ein mehr einheitliches Gepräge, einen gleichmässigen Typus der mikroskopischen Struktur, obwohl sie sich über die verschiedensten Regionen der Hirnoberfläche ausbreiten.

Auch die Markscheidenentwickelung lehrt uns dasselbe. Noch einen Monat nach der Geburt sind die Associationscentren unreif, gänzlich bar des Nervenmarkes, während die Sinnescentren schon vorher herangereift sind. Erst wenn der innere Ausbau der Sinnessphären zum Abschluss gelangt ist, beginnt es sich allmählich in den Associationscentren zu regen, und nun gewahrt man, wie von den Sinnessphären her sich zahllose Markfasern in diese vorschieben und wie innerhalb eines jeden der letzteren Leitungen, die von verschiedenen Sinnessphären ausgehen, mit einander in Verbindung treten, indem sie dicht nebeneinander in der Hirnrinde enden. Diese Associationscentren sind also Apparate, welche die Thätigkeit mehrerer innerer Sinnesorgane zu höheren Einheiten zusammenfassen.

Diese Associationscentren umfassen auf jeder Hemisphäre drei verschiedene Regionen, nämlich eine f r o n t a l e oder v o r d e r e, eine i n s u l ä r e oder m i t t l e r e, und eine p a r i e t o - o c c i p i t o - t e m p o r a l e oder h i n t e r e R e g i o n. Geistig völlig gleichwertig sind diese Centren keinesfalls. Bringt doch schon ihre verschiedene relative Lage zu den einzelnen Sinnessphären Besonderheiten mit sich, indem das hintere Associationscentrum sich zwischen Seh-, Hör- und Tastsphäre einschiebt, während das vordere zwischen Tast- und Riech- (wahrscheinlich auch Schmeck-) Sphäre, das mittlere zwischen Hör-, Riech- und Tastsphäre eingeschaltet ist.

Das vordere Centrum wird durch die vordere Hälfte der 1. und den grössten Teil der 2. Stirnwindung gebildet; von der Basis des Stirnlappens gehört insbesondere der G. rectus dazu. Das mittlere Centrum deckt sich mit der Insula. Das hintere Centrum umfasst den Praecuneus, die Scheitelwindungen, Teile des G. lingualis, den G. fusiformis, die 2. und 3. Schläfenwindung, die vorderen Abschnitte aller drei Occipitalwindungen (vgl. Fig. 185, 186).

b. Das vordere Associationscentrum.

Schon die Beobachtungen an Tieren haben ergeben, dass die Exstirpation der Stirnlappen bemerkenswerte Störungen der Intelligenz und des Charakters bewirkt. Nach der Wegnahme des vordersten Teiles des Gehirns bekommen Hunde einen reizbaren, aufgeregten Charakter. Harmlose, gutmütige Tiere können äusserst bösartig und wütend werden, ja es kommt vor, dass sich die vorher zahmen Tiere nach der Operation selbst die Berührung durch den Menschen nicht gefallen lassen und gewaltthätig und raufluſtig werden können, wenn sie vorher umgänglich, zutraulich und friedlich waren. Die Bewegungen eines solchen Tieres sind sehr ungeschickt, es kann einen zugeworfenen Knochen nicht festhalten, seine ganze Körperhaltung ist eine unsichere, es stolpert leicht und gleitet auf schlüpfrigem Boden leicht aus u. s. w. (Goltz).

An Affen hat Bianchi dementsprechend bemerkt, dass nach doppelseitiger Entfernung des Stirnlappens die komplicierteren geistigen Thätigkeiten oft anders ablaufen als vor der Operation.

Auch beim Menschen hat man entsprechende Störungen des Charakters nach Läsionen der Frontalwindungen beobachtet. Kranke, die früher gutmütige und ordentliche Leute waren, sind nun launisch, ungeduldig, eigen-

sinnig, dabei aber veränderlich und wankelmütig. Irgend welche sensible oder motorische Störung lässt sich dabei nicht nachweisen (Welt).

Flechsig hat von den Störungen, welche nach ausgedehnter Läsion des frontalen Associationscentrums beim Menschen auftreten, folgende Schilderung gegeben. Der Kranke setzt bald jede beliebige, in Wirklichkeit dem „Nicht-Ich“ zuzurechnende Vorstellung zu seinem Ich in Beziehung (so dass er sich alle denkbaren Würden, Besitztümer u. s. w. zuschreibt), bald fehlt die associative Verknüpfung äusserer Wahrnehmungen mit der Vorstellung der eigenen Person oder umgekehrt des Persönlichkeitsbewusstseins mit den äusseren Eindrücken, so dass der Kranke sich vergisst oder die Umgebung nicht beachtet. Es braucht hier durchaus nicht Verworrenheit im strengeren Sinne zu bestehen. Der über zahlreiche Ideen verfügende Kranke spricht, falls er nicht durch einen starken Affekt beeinflusst wird, geordnet, vermag aber vielfach Wahres und Falsches, Erdachtes und Erlebtes, Mögliches und Unmögliches nicht zu unterscheiden, und neben diesem Defekt der logischen Gefühle geht eine Abnahme der ethischen und ästhetischen Urteilsfähigkeit einher, welche ihn Handlungen begehen lässt, die mit seinem früheren Charakter in unversöhnlichem Widerspruch stehen. Es fehlt dem Kranken also auch, wenn er sich nicht im Affekt befindet, die Besonnenheit; er verliert dieselbe aber in um so grösserem Masse, je mehr sich Triebe und lebhafte Gefühle in ihm regen, z. B. der Geschlechtstrieb oder Ärger, Zorn und dergleichen mehr, welch' letztere, sobald sie einmal entstanden sind, lawinenartig anwachsen. So ergeben sich Zustände, wo die Selbstbeherrschung verloren gegangen ist und in den Handlungen nur die Logik der Triebe herrscht. Die affektiven Ideenverbindungen überwuchern, bezw. verdrängen die logischen, der Kranke folgt jeder momentanen Triebregung und befriedigt sie ohne Rücksicht auf Sitte und guten Geschmack. Schliesslich tritt Blödsinn ein mit Verlust der Persönlichkeitsvorstellung.

c. Das hintere Associationscentrum.

Bei Hunden, an welchen die beiden Hinterhauptlappen exstirpiert worden waren, beobachtete Goltz folgendes. Das Tier hat ungestörte Tastempfindung, vermag nicht bloss alle Muskeln seines Körpers willkürlich zu bewegen, sondern diese Bewegungen erfolgen mit annähernd demselben Geschick wie bei normalen Tieren, es zeigt keine bemerkenswerten Störungen beim Fressen, versteht es, Knochen mit den Pfoten festzuhalten.

War das Tier vor der Operation gewaltthätig, so wird es nach Wegnahme der Hinterhauptlappen gutmütigen Charakters. Es ist jetzt frei von jeder Aufgeregtheit. In Haltung und Bewegungen erscheint es ruhig, bedächtig und gelassen.

Es leidet aber an einer hochgradigen allgemeinen Wahrnehmungsschwäche. Seine Intelligenz ist tief gesunken.

Beim Menschen hat man nach Läsionen innerhalb des hinteren Associationscentrums ausser der schon oben besprochenen, bei linksseitiger Zerstörung des Gyrus angularis erscheinenden Alexie (vgl. II, S. 372) auch andere Störungen beobachtet, welche sich in erster Linie als eine mehr oder weniger bedeutende Abnahme des Vermögens, die Gesichtseindrücke zu verwerten, geltend macht. Man fasst seit H. Munk diese

Störungen, welchen Umfanges sie auch sind, als Seelenblindheit zusammen.

Die typische Seelenblindheit beim Menschen wird von v. Monakow in folgender Weise charakterisiert. Der seelenblinde Mensch hat Lichtempfindungen und Lichteindrücke, aber er erkennt die Objekte seiner Umgebung nicht mehr. Nicht etwa deshalb, weil seine optischen Erinnerungsbilder verloren gegangen sind, sondern weil die zum Verständnis des Gesehenen notwendigen Associationen nicht mehr möglich sind. Die optischen Erinnerungsbilder sind mitunter noch da, aber sie können durch Netzhauterregungen nicht mehr ausgelöst werden, obgleich sie durch andere Sinne und spontan geweckt werden können. Die Kranken können mitunter noch verschiedenfarbige Wollproben unterscheiden, allein die richtige Bezeichnung mit Worten für die Farben wird nicht gefunden. Auch ist das Gedächtnis für Farben beträchtlich gestört. Solche Kranke können sich nicht vorstellen. wie die Farbe des Himmels, des Blutes, der Blätter u. s. w. beschaffen ist.

Das Erinnerungsvermögen für optische Eindrücke kann sich recht verschieden verhalten, erscheint aber, soweit es sich um neue Eindrücke handelt, in der Regel beträchtlich gestört. Die Kranken sind nicht im stande, die Formen der Gegenstände, die ihnen kurz vorher vorgelegt wurden, zu beschreiben, während sie noch eine ganz gute Vorstellung von den Gegenständen des täglichen Lebens (Messer, Uhr, u. s. w.) im allgemeinen haben und sie auch schildern können. Sie können sich allerdings neue optische Vorstellungen aneignen, dies erfolgt aber viel schwieriger als früher. Mitunter wird aber auch das Gedächtnis sowohl für neuere, als auch für ältere optische Eindrücke beeinträchtigt, und die Kranken sind dann ausser stande, altbekannte Gebäude und Strassen der Stadt zu beschreiben oder anzugeben, auf welchem Wege man von einem Punkte der Stadt zu einem anderen gelangen kann. Bei schweren Formen der Seelenblindheit erscheinen alle Objekte und Personen dem Kranken fremd und werden auch in ihrer allgemeinen Bedeutung nicht erkannt.

Was aber der optische Eindruck nicht allein vermag, das vermag er in Verbindung mit anderen, z. B. akustischen Eindrücken. So, wenn der Kranke seine eigene Tochter nicht erkennt, genügt der einfache Hinweis, dass es ja die Tochter sei, um dem Kranken den fremden Eindruck in einen bekannten zu verwandeln.

Die Seelenblindheit tritt dann hervor, wenn die Läsion in das Mark des Hinterhauptlappens übergreift und wird aller Wahrscheinlichkeit nach durch Unterbrechungen der Associationsbahnen und Beschädigung von Associationsfeldern verursacht. Der Seelenblindheit liegt keine konstante Lokalisation zu Grunde; sie kann durch verschieden liegende Herde erzeugt werden, von denen aber stets einer im Hinterhauptslappen seinen Sitz haben muss. In weitaus der Mehrzahl der bisher beobachteten Fälle lagen die Herde in beiden Hinterhauptslappen. Nach nur rechtsseitiger Erkrankung soll bisher Seelenblindheit noch nicht beobachtet worden sein.

Sprechen somit die Erscheinungen der Seelenblindheit ganz unzweifelhaft dafür, dass der Hinterhauptlappen für die geistige Verwertung der optischen Eindrücke eine massgebende Rolle spielt, so lehren uns andererseits die Erfahrungen über ausgedehntere Läsionen des hinteren Associationscentrums im Sinn Flechsig's, dass noch grössere geistige Störungen durch Ausfall seiner Funktion hervorgerufen werden.

Bei umfangreicheren Erkrankungen des hinteren grossen Associationscentrums macht sich als erstes Symptom die Inkohärenz der Vorstellungen, die primär-intellektuelle Verworrenheit geltend, welche völlig unabhängig von

Affekten lediglich als Folge einer Zerstörung gewohnheitsmässiger associativer Verknüpfungen äusserer Sinneseindrücke in die Erscheinung tritt. Manche dieser Kranken geben keinerlei Zeichen einer Unklarheit über die eigene Person, lassen in ihrer Führung noch nichts von Unbesonnenheit, nichts von tiefer Perversität des Fühlens und des Wollens erkennen — ausser dass sie äussere Objekte nicht richtig erkennen und deshalb falsch gebrauchen, Personen verwechseln, räumlich und zeitlich desorientiert sind. Die Erinnerungsbilder äusserer Vorgänge sind zerstört, das anschauliche Verstehen der Aussenwelt, das in Worte fassbare Wissen von derselben, die erfahrungsmässige Interpretation äusserer Eindrücke ist vernichtet. Der Kranke ist ideenarm geworden, es fällt ihm eventuell gar nichts mehr ein, weder Richtiges noch Falsches — er ist blödsinnig.

d. Schlussübersicht.

Bei den komplicierteren geistigen Leistungen wirken wohl alle Associations- und Sinnescentren zusammen, da sie untereinander durch zahllose Nervenfasern verbunden sind, und daraus resultiert die Einheitlichkeit der Grosshirnleistungen.

Über den hierbei stattfindenden Mechanismus hat Flechsig Anschauungen entwickelt, welche ich hier in kurzem Auszug mitteile, weil sie unter den an die moderne Gehirnforschung geknüpften psychologischen Überlegungen ohne Zweifel die erste Stelle einnehmen.

Da mit Zerstörung insbesondere der Associationscentren regelmässig das Gedächtnis in grosser Ausdehnung leidet, so haben wir in ihnen zweifellos einen grossen Teil der nervösen Elemente zu suchen, an welche die Erinnerungsfähigkeit für Sinneseindrücke gebunden ist. Die wesentliche Rolle spielen hierbei die Ganglienzellen, weil nur diese, so weit sich unsere Erfahrung bis jetzt erstreckt, fähig sind, Reize aufzuspeichern und sich mit Spannkräften zu laden. Bezüglich der Zahl der bei einer psychischen Thätigkeit gleichzeitig in Wirksamkeit tretenden nervösen Elemente wissen wir nichts; von vornherein können wir nur sagen, dass diese Zahl auch bei den einfachsten bewussten Akten eine sehr grosse sein muss.

Was wir aber mit Sicherheit wissen, ist, dass die in die Hirnelemente niedergelegten Gedächtnisspuren (Erinnerungsbilder) untereinander in mehr oder weniger festen Beziehungen stehen; das Gedächtnis ist organisch gegliedert schon vermöge der Gliederung seiner physischen Grundlage in unzählige wohlgesonderte Einzelstücke, und die Gedächtnisspuren selbst sind nur Besonderheiten in deren Organisation.

Von besonderem Interesse ist nun die Frage nach den physischen Kräften, welche die Gedächtnisspuren wieder zu Vorstellungen, zu Bewusstseinserscheinungen werden lassen. Gemeinhin legt man hier den Sinneseindrücken, den Eindrücken der Aussenwelt die grösste Bedeutung bei, und thatsächlich wecken diese ja im wachen Zustande ununterbrochen Gedächtnisspuren.

Hierzu kommt aber noch ein zweiter wichtiger Faktor. Lebhaft die Phantasie oder das Nachdenken erregend wirken äussere Eindrücke besonders dann, wenn sie gewisse Gefühle und hiermit Triebe auslösen. Was reizt, gefällt nicht nur, sondern setzt auch die Vorstellungen in lebhaftere Bewegung. Aber auch direkt von innen heraus wirken Geschlechtstrieb, Hunger, Durst, Angst und viele andere körperliche Gefühle weckend auf die ihnen genehmen, inhaltsverwandten Vorstellungen. Hier tritt uns also ein zweiter unsere Vorstellungen ordnender Faktor entgegen, ein Faktor, auf welchem zweifellos ein ganz wesentlicher und keineswegs nur der schlechteste Teil von Kunst und Poesie be-

ruht, die körperlichen Gefühle und Stimmungen — die eigentlichen Grundkräfte der Phantasie.

Die Sinne erscheinen zunächst nur als untergeordnete Gehilfen der körperlichen Triebe, welche für die Gefühle im voraus Ausdrucksmaterial herbeischleppen. Aber von der Sorgfalt ihrer vorbereitenden Arbeit, von ihrem scharfen Erfassen des Wirklichen hängt doch zu gutem Teil die künstlerische Vollkommenheit der Phantasiegebilde ab; und die Phantasie arbeitet um so einheitlicher, je sorgfältiger das sinnliche Material von vornherein mit klaren, scharfen Gefühlsmarken versehen und so nach Gefühlskategorien geordnet wird.

Aber auch bei den grossartigsten Bauten der Phantasie handelt es sich zum Teil um einfach mechanische Vorgänge. Sind doch auch hierbei wieder Leitungsbahnen beteiligt, Nervenfasern, welche die Mechanismen zunächst der körperlichen Gefühle mit den Centralwerkstätten des organisierten Gedächtnisses, den Associationscentren, in Verbindung setzen. Indem auch die Nerven, welche die sinnlichen Triebe im Bewusstsein repräsentieren, bis zur Hirnrinde vordringen und in die Sinnescentren eintreten, treffen hier Nervenbahnen, welche uns die Schätze und Reize der Aussenwelt zeigen, zusammen mit jenen, welche die im Körperinneren entstehenden Bedürfnisse in Form von Begierden zum Bewusstsein bringen. Beide ohne Unterschied regen von diesen ihren höchsten Angriffspunkten aus die Thätigkeit einesteils von Bewegungsapparaten, anderenteils der geistigen Centren an.

Die Leitungen zwischen den Centren der Triebnerven und den geistigen Gebieten der Grosshirnrinde sind indes nicht bloss dazu berufen, die Sinnlichkeit in Vorstellungen zu kleiden, zu idealisieren, nicht nur um ihre Befriedigung zu erleichtern durch Wahrnehmung der hierzu geeigneten Objekte. Sondern indem die körperlichen Triebe die Rinde erregen, beginnt auf associativem Wege unter Teilnahme der äusseren Sinne auch jener Wechsel, jenes Arbeiten der Vorstellungen, welches uns das Selbstbewusstsein als Kampf der Sinnlichkeit mit der Vernunft wahrnehmen lässt. Neben treibenden Vorstellungen treten solche auf, an welche hemmende Gefühle geknüpft sind — und so erlangt die Auslösung von Erinnerungsbildern durch die körperlichen Triebe auch eine eminent sittliche Bedeutung. Deshalb werden mit Notwendigkeit die Triebe aller idealen Charaktere entkleidet, darum fällt jeder Kampf zwischen den sinnlichen und den an Ideen gebundenen sittlichen Gefühlen weg, wenn die Kraft der geistigen Centren erlahmt, wenn ihr geistiger Inhalt schwindet. Die Beherrschung der Affekte erfordert ein kraftvolles Grosshirn — vielleicht in erster Linie Gesundheit des frontalen Associationscentrums.

Bei der durch das Grosshirn ausgeübten Beherrschung der niederen Triebe kommt noch ein rein mechanischer Faktor in Betracht. Die körperlichen Triebe gehören, soweit sie nicht auf automatischen Erregungen centraler Nervenzellen beruhen, ihrem Wesen nach zur Kategorie der reflektorischen Vorgänge, und wie alle anderen Reflexe werden auch sie vom Grosshirn stetig gedämpft. Mit zunehmender Gehirnschwäche lässt auch diese mechanische Hemmung nach, und der körperliche Reiz gewinnt nun schon deshalb eine ausgedehntere Herrschaft über die geistigen Centren.

Durch die Erforschung der materiellen Bedingungen der Geistesthätigkeit tritt die Medizin in unmittelbare Beziehung zu den moralischen Wissenschaften, und es ist wohl denkbar, dass, nachdem sie einmal das Problem erfasst hat, sie unaufhaltsam bis in die vorderste Reihe der Mächte vordringen wird, welche die sittliche Hebung des Menschengeschlechtes sich zur Hauptaufgabe gemacht haben. Hierbei wird die Forschung nicht wie die Aufklärungsphilosophie des letzten Jahrhunderts von instinktivem Hass gegen das Dogma von der Immaterialität der Seele geleitet; denn dieses hindert uns keineswegs, von der körperlichen Seite her die sittliche Hebung der Menschheit in Angriff zu nehmen — was wir verlangen müssen, ist lediglich die Anerkennung, dass die Kraft des Geistes auch nach der sittlichen Richtung hin in weitestem Masse vom Körper abhängig ist.

Eine allgemeine Aufklärung über die Hygiene des Gehirnlebens ist also in höchstem Grade notwendig, und noch vieles muss geschehen, wenn es gelingen soll, wenigstens für kommende Geschlechter die natürlichen Grundlagen sittlichen Fühlens zu stärken

und zu festigen. Freilich aber setzt alles erfolgreiche Handeln eine Gesellschaftsordnung voraus, welche gestattet, die blinden Triebe der moralisch und intellektuell Minderwertigen der tieferen Einsicht und dem besseren Wollen einer geistig-sittlichen Aristokratie zu unterwerfen.

Aber keineswegs nur unmittelbar praktische Ziele lässt die mechanische Betrachtung der Seelenerscheinungen erblicken; wie von vornherein eine der edelsten Seiten unseres Wesens, der mit den geistigen Centren des Gehirns dem Menschengeschlecht verliehene Erkenntnistrieb sich verkörpert in dem Drang, die natürliche Ordnung der Dinge auch im Reiche des Geistes zu erfassen, so führen die wirklichen Fortschritte des Wissens auch auf diesem Gebiet der Naturforschung mit der zwingenden Notwendigkeit eines Naturgesetzes in letzter Linie nur zu einer idealen Weltanschauung. Je mehr sich unserem begreifenden Verstand die ganze Grösse des in der beseelten Schöpfung verwirklichten Könnens enthüllt, um so klarer fühlen wir, dass hinter der Welt der Erscheinungen Mächte walten, gegen welche menschliches Wissen kaum noch auf den Namen eines „Gleichnisses" Anspruch machen darf.

Litteratur: Beevor, Horsley, Schäfer u. a., mehrere Abhandlungen in Philosophical transactions 1887, 1888, 1890. — Charcot und Pitres, Les centres moteurs corticaux chez l'homme. Paris 1895. — S. Exner, Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen. Wien 1894. — Flechsig, Gehirn und Seele. Zweite Auflage. Leipzig 1896. — Flechsig, Die Lokalisation der geistigen Vorgänge. Leipzig 1896. — Franck, Les fonctions motrices du cerveau. Paris 1887. — Goltz, Über die Verrichtungen des Grosshirns. Bonn 1884. — Goltz, Arch. f. d. ges. Physiologie Bd. 34, 1884; Bd. 42, 1888; Bd. 51, 1892. — Hitzig, Untersuchungen über das Gehirn. Berlin 1874. — v. Monakow, Gehirnpathologie. Wien 1897. — H. Munk, Über die Funktionen der Grosshirnrinde. Zweite Auflage. Berlin 1890. — Nothnagel, Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten. Berlin 1879.

§ 4. Der zeitliche Verlauf der psycho-physischen Prozesse.

Es erübrigt noch, die Erfahrungen über den zeitlichen Verlauf der psycho-physischen Prozesse kurz zusammenzustellen.

Den Ausgangspunkt aller diesbezüglichen Untersuchungen bildet die Frage, welche Zeit verstreicht, bis man auf einen gewissen äusseren Reiz durch eine bestimmte willkürliche Bewegung reagiert (die einfache Reaktionszeit). Dass hierzu eine gewisse Zeit nötig ist, leuchtet ohne weiteres ein, wenn wir uns daran erinnern, dass schon die Fortpflanzung der Erregung in den hierbei thätigen centripetalen und centrifugalen Leitungsbahnen eine gewisse Zeit erfordert (vgl. II, S. 9). In dem betreffenden Prozess sind aber auch psycho-physische Faktoren enthalten, nämlich die Wahrnehmung des äusseren Eindruckes und die Abgabe des motorischen Impulses. Hierdurch gewinnen diese Bestimmungen ein besonderes Interesse, indem sie uns Aufschlüsse darüber geben, inwiefern auch die psycho-physischen Prozesse eine messbare Zeit erfordern oder nicht.

Versuche in dieser Richtung werden im allgemeinen in der Weise ausgeführt, dass im Augenblick der Reizung der Strom zu einem auf eine Registrierfläche schreibenden elektrischen Signal geschlossen und dann von dem Versuchsindividuum, nachdem es die Reizung wahrgenommen hat, geöffnet wird. Wenn es z. B. gilt, die Reaktionszeit für einen Gehörseindruck festzustellen, so schaltet man in die elektrische Leitung 1) das Signal, 2) einen Taster für das Versuchsindividuum, 3) einen Taster, durch welchen der Strom vom Dirigenten des Versuches geschlossen wird, 4) ein elektrisches Klingelwerk ein. In demselben Moment, wo der Dirigent seinen Taster schliesst, klingelt die Glocke,

und das Signal schreibt den Augenblick der Reizung. Nachdem das Versuchsindividuum diese wahrgenommen hat, drückt er seinen Taster herab, der Strom wird unterbrochen, und die Schreibspitze des Signals geht in ihre frühere Lage zurück.

Die einfachen Reaktionszeiten variieren im allgemeinen zwischen etwa 0.11 und 0.55 Sekunde und sind also an sich ziemlich lang; sowohl bei den verschiedenen Sinnen als bei verschiedenen Versuchsindividuen sind die Variationen sehr beträchtlich.

Auch wenn man eine Reihe solcher Versuche an einem und demselben Sinn bei unverändeter Reizstärke an derselben Versuchsperson ausführt, so findet man sehr erhebliche Variationen, welche unmöglich von Variationen der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den hierbei beteiligten Nerven bedingt sein können und also von Variationen in der Zeitdauer der psycho-physischen Prozesse herrühren müssen. Diese Variationen können übrigens auch subjektiv wahrgenommen werden, und man kann mit einer Genauigkeit von etwa 0.05 — 0.06 Sekunde subjektiv entscheiden, ob eine vorhandene Reaktion länger oder kürzer als eine vorhergehende gedauert hat. Da die Fortpflanzung der sensiblen Erregung, bis sie die bewusste Empfindung auslöst, sowie die des Willensimpulses, nachdem er einmal abgegeben ist, völlig unbewusste Vorgänge darstellen, so folgt, dass die subjektiv geschätzte Zeit die Dauer zwischen Wahrnehmung und Abgabe des Willensimpulses umfasst.

Über die Dauer der Reaktionszeit bei verschiedenen Sinnen giebt folgende Tabelle uns eine Vorstellung.

Autor	Gesichts-sinn	Gehörs-sinn	Elektrische Hautreizung
Hirsch	0.200	0.149	0.182
Hankel	0.206	0.151	0.155
Donders	0.188	0.180	0.154
v. Wittich	0.186	0.182	0.130
Wundt	0.222	0.167	0.201
v. Kries	0.193	0.120	0.117
Auerbach	0.191	0.122	0.146
Buccola	0.168	0.115	0.141

Für den Geschmackssinn hat v. Vintschgau für Kochsalz, Zucker und Chinin folgende Reaktionszeiten gefunden: Zungenspitze bezw. 0.597, 0,752, 0.993, Zungenbasis bezw. 0.543, 0,552, 0.502 Sekunde. Die Reaktionszeit bei verschiedenen Gerüchen (Pfeffermünzöl, Rosenöl und Bergamottöl) schwankt nach Moldenhauer zwischen 0.199 und 0.374 Sekunde.

Dass verschiedene Autoren für die Dauer der Reaktionszeit bei einem und demselben Sinn ziemlich verschiedene Werte gefunden haben, ist aus dem schon Ausgeführten leicht zu verstehen, denn die Individualität der Reagierenden muss hierbei einen sehr bedeutenden Einfluss ausüben.

Betreffend die Differenzen der Reaktionszeiten für verschiedene Sinne bei einem und demselben Versuchsindividuum ist folgendes zu bemerken. Bei der Geruchs- und Geschmacksreizung muss es in den meisten Fällen eine gewisse Zeit dauern, bis die riechenden, bezw. schmeckenden Stoffe mit den von Schleim überzogenen Endapparaten der betreffenden Nerven

in Berührung kommen, während eine Tast-, Gehörs- oder Gesichtsreizung ohne merkbaren Zeitverlust auf das entsprechende periphere Sinnesorgan einwirkt. Bei den erstgenannten Sinnen muss daher die Reaktionszeit länger als bei den übrigen sein.

Die Differenzen, welche sich auch bei den letzterwähnten Sinnen vorfinden, sind, wie Wundt bemerkt, wahrscheinlich von der verschiedenen Stärke der benutzten Reize abhängig. Wenn man nämlich bei einem und demselben Sinn die Reaktionszeit für verschieden starke Reize bestimmt, so wird die Reaktionszeit immer kürzer, je stärker — bis zu einer gewissen Grenze — der Reiz ist. Nun ist man allerdings im allgemeinen nicht im stande, die Stärke einer gewissen Gehörs- und einer gewissen Gesichtsreizung untereinander zu vergleichen, denn sie können nicht mit demselben Mass gemessen werden. In der Nähe der Reizschwelle ist indes ein solcher Vergleich möglich, denn hier üben die Reize auf beide Sinnesorgane ganz dieselbe, eben merkbare Wirkung aus. Bei solchen niedrigen Reizwerten fand Wundt in der That, dass die Reaktionszeiten für Gesichts-, Gehörs- und Tasteindrücke ganz gleich waren, nämlich bezw. 0.331, 0.337, 0.327 Sekunde. Die verschieden lange Reaktionszeit bei den verschiedenen Sinnen ist daher aller Wahrscheinlichkeit nach davon bedingt, dass die bei den hierhergehörigen Versuchen benutzten Gehörsreize im allgemeinen stärker als die optischen und Hautreize waren.

Zu einem entsprechenden Resultat kommt man auch, wenn man bei gleicher Reizstärke verschieden empfindliche Stellen eines und desselben Sinnesorgans reizt: je empfindlicher die gereizte Stelle ist, um so kürzer ist die Reaktionszeit (vgl. z. B. oben die Zungenspitze und die Zungenbasis).

Die Reaktionszeit nimmt durch körperliche und geistige Ermüdung, sowie durch allerlei störende Einflüsse zu, durch Übung aber und zwar in gewissen Fällen sehr erheblich ab. Dies alles giebt weitere Beweise dafür, dass die Länge der Reaktionszeit wesentlich von der Dauer der psycho-physischen Vorgänge bedingt ist, und zeigt ausserdem, dass sie nicht als eine immer gleichgrosse Konstante aufgefasst werden darf.

Wenn man die Reaktionszeit in der Weise bestimmt, dass unmittelbar vorher ein Avertissement gegeben wird, so ist sie beträchtlich kürzer, als sonst. Dies erklärt sich dadurch, dass in jenem Falle der Reagierende seine ganze Aufmerksamkeit auf die zu erwartende Sinnesreizung auf das äusserste spannen kann, die Reaktion verläuft daher nach einiger Übung fast ganz reflektorisch. Wenn kein Avertissement vorher gegeben wird, so erschlafft die Aufmerksamkeit mehr oder weniger, und die stattfindende Reizung braucht eine längere Zeit, um wahrgenommen zu werden. Die Differenzen können recht bedeutend sein, wie z. B. in folgendem Versuch von Wundt bei Gehörsreizung: ohne Avertissement 0.253, mit Avertissement 0.076 Sek.

Auch durch verschiedene Nervengifte, wie Alkohol, Kaffee, Thee u. s. w. wird die Reaktionszeit beeinflusst, und das Studium der hierdurch hervorgerufenen Veränderungen hat für die Kenntnis der Wirkung derartiger Substanzen auf das centrale Nervensystem eine grosse Bedeutung.

Was wir bis jetzt über die Reaktionsdauer ausgeführt haben, gilt nicht mehr in dem Falle, wenn auf eine Reihe in bestimmten Intervallen nacheinander folgender Reize reagiert werden soll. Hier wiederholt nämlich der Reagierende gewissermassen selbständig den Rhythmus der Reizung, und die Reaktionszeit sinkt also auf Null herab.

Absolut genau kann diese zeitliche Übereinstimmung nicht werden: die Reaktion findet entweder im Augenblick der Reizung statt oder ein klein wenig später oder sogar ein klein wenig früher. Nach MARTIUS betragen die Fehler etwa ± 0.01—0.03 Sekunde.

Im täglichen Leben begegnen uns recht oft Erscheinungen dieser Art: der Tanz oder der Marsch nach Musik, das Zusammenspielen eines Orchesters unter der Leitung eines Dirigenten u. s. w. sind ja nichts anderes. Auch die Markierung der Herztöne (vgl. I, S. 155) gehört hierher. — Dieses genaue und gleichzeitige Wiederholen eines gegebenen Rhythmus ist aber nur dann möglich, wenn derselbe vollständig gleichmässig ist und also die Intervalle genau gleichlang sind. Trifft dies nicht zu, so ist es dem Reagierenden nicht möglich, die Variationen zu verfolgen, und dann kommt die gewöhnliche Reaktionszeit mit ins Spiel.

Durch zweckmässige Veränderungen der Versuchsmethodik können wir, wie dies DONDERS zuerst nachgewiesen hat, in die Frage über den zeitlichen Verlauf der psycho-physischen Prozesse noch tiefer eindringen. Die hierbei anzuwendenden Methoden werden am einfachsten durch konkrete Beispiele erläutert.

Die Reizung trifft entweder den rechten oder den linken Fuss; im ersten Falle soll das Versuchsindividuum mit der rechten, im zweiten mit der linken Hand reagieren. Hier hat also der Reagierende nicht allein die Reizung wahrzunehmen, sondern muss auch bei derselben eine bestimmte Eigenschaft unterscheiden sowie bei der Reaktion die Wahl zwischen zwei Bewegungen treffen. Im Mittel ist diese Zeit, nach Versuchen von DE JAAGER, 0.066 Sekunde länger als die einfache Reaktionszeit.

In dem zuletzt angeführten Falle war der Wahlakt verhältnismässig einfach, weil es ja sehr nahe liegt, auf die Reizung des einen Fusses mit der gleichseitigen Hand zu reagieren. Wenn der Versuch aber so geordnet wird, dass entweder eine rote oder eine blaue Scheibe erscheint und das Versuchsindividuum mit der rechten Hand auf die rote und mit der linken Hand auf die blaue Scheibe zu reagieren hat, so wird die Zeit im Mittel 0.154 Sek. länger als die einfache Reaktionszeit. Die psycho-physischen Vorgänge sind in diesem Falle ganz derselben Art als in dem ersteren: die grössere Zeitdauer wird aber davon bedingt, dass kein näheres Verhältnis zwischen dem Sinneseindruck und der auszuführenden Bewegung sich vorfindet und dass also der Wahlakt erschwert wird.

Einfacher stellt sich die Sache, wenn die Reizung zwar variiert wird, die Reaktion aber immer in einer Weise stattfindet, indem nur auf einen bestimmten der zu erwartenden Eindrücke reagiert werden soll. Es kann eine rote oder eine blaue Scheibe erscheinen; auf diese wird reagiert, auf jene nicht. Dann wird die Zeit im Mittel etwa 0.034 Sekunde länger als die einfache Reaktionszeit und also 0.120 Sekunde kürzer als in dem soeben erwähnten Fall.

Prinzipiell ist diese Methode (*die einfache Wahlmethode*) ganz derselben Art wie die früher erwähnte: hat ja das Versuchsindividuum eine bestimmte Eigenschaft des Reizes zu erkennen und zwischen Reagieren und Nicht-Reagieren zu wählen. Wenn dessenungeachtet die betreffende Zeit doch kürzer ist, so kommt dies daher, dass der Reagierende seine Aufmerksamkeit auf denjenigen Eindruck, auf welchen er reagieren soll, so scharf koncentriert, dass die Wahl zwischen Reagieren und Nicht-Reagieren nur eine ganz minimale Zeit erfordert. Die bei dieser Methode gefundenen

Werte stellen also wesentlich die Zeit dar, welche nötig ist, um bei einem Eindruck eine bestimmte Eigenschaft zu unterscheiden (Unterscheidungszeit).

Unter den Ergebnissen, welche nach diesem Verfahren gewonnen sind, seien folgende hier mitgeteilt; die Zahlen geben an, um wie viel die Reaktionszeit hier länger als die einfache Reaktionszeit ist. Es findet eine schwache oder eine starke Hautreizung statt; bei Reaktion auf den schwachen Reiz ist die Unterscheidungszeit 0.105, bei Reaktion auf den starken 0.054 Sek. — Wenn auf einen hohen oder einen tiefen Ton reagiert werden soll, ist die Unterscheidungszeit im ersten Falle 0.049, im zweiten 0.054 Sek. — Zur Unterscheidung der Richtung, in welcher ein Schall klingt, beträgt die Zeit 0.032 Sek.; u. s. w. (v. Kries und Auerbach).

Je komplicierter die Unterscheidung wird, um so länger wird auch die hierzu nötige Zeit. So ist z. B., nach Versuchen von Tischer, die Unterscheidungszeit für zwei verschiedene Geräusche 0.006, für drei 0.010, für vier 0.018, für fünf 0.026 Sek.

Ich bemerke nochmals, dass die einfache Wahlmethode die zur Unterscheidung notwendige Zeit nicht rein ergiebt, denn hier kommt jedenfalls auch die Wahl zwischen Reagieren und Nicht-Reagieren in Betracht. Die Unterscheidungszeit kann aber allein für sich bestimmt werden. Man lässt z. B. dreizifferige Zahlen und eine leere Fläche (einfachen Lichtreiz) in beliebiger Folge erscheinen: das Versuchsindividuum hat auf beide in einer und derselben Weise zu reagieren, jedoch erst nachdem es die bestimmte Eigenschaft des Eindruckes wahrgenommen hat. Hier fällt also der Wahlakt ganz fort. Die Differenz zwischen beiden Reaktionszeiten stellt daher die Grösse dar, um welche die ganze Wahrnehmungszeit einer dreizifferigen Zahl länger ist als die eines einfachen Lichtreizes. Diese Zeit beträgt etwa 0.03—0.04 Sek.

Man kann bei den psycho-physischen Zeitmessungen noch weiter gehen. Es wird ein Wort ausgesprochen, und der Reagierende soll ein anderes Wort finden, welches in irgend welchem associativen Verhältnis zu diesem steht, z. B. Pferd — Säugetier; Licht — Lampe; Papier — Tinte; u. s. w. Die Zeit, welche hierzu vergeht, ist nach Trautschold im Mittel etwa 0.7—0.8 Sek.

In den letzten Jahren hat man mit specieller Rücksicht auf die Frage von der Überbürdung der Schulkinder Methoden auszubilden versucht, um die geistige Ermüdung bei verschiedenen Individuen quantitativ verfolgen zu können. Zu diesem Zwecke hat man die Anzahl Ziffern bestimmt, welche innerhalb einer gewissen Zeit addiert oder multipliciert, oder in einer gewissen Zeit auswendig gelernt werden können, u. s. w. Des näheren hierauf einzugehen ist uns hier nicht möglich; ich habe jedoch auf diese Bestrebungen aufmerksam machen wollen, denn, obgleich die bis jetzt gewonnenen Resultate nur als vorläufige betrachtet werden können, ist es doch sehr wahrscheinlich, dass weitere Arbeiten in dieser Richtung unser Wissen bedeutend bereichern werden.

Litteratur. Wundt, Grundzüge der physiologischen Psychologie. I—II. Leipzig 1893. Betreffend die Beziehungen zwischen Schädel- und Gehirngrösse einerseits und der geistigen Leistungsfähigkeit andererseits sei auf die anatomischen Handbücher verwiesen.

Anhang.

Die Ernährung des Gehirns.

1. Die Blutzufuhr zum Gehirn. Das Gehirn ist, wie schon oben bemerkt (II, S. 279), in einem hohen Grade von der Blutzufuhr abhängig. Wenn diese in einem erheblicheren Umfang vermindert wird, so tritt Bewusstlosigkeit ein, so z. B. in der Regel bei doppelseitiger Kompression der Carotis am Halse. Hierbei können auch Krämpfe hervorgerufen werden. — Wenn bei einem Hunde sämtliche nach dem Gehirn

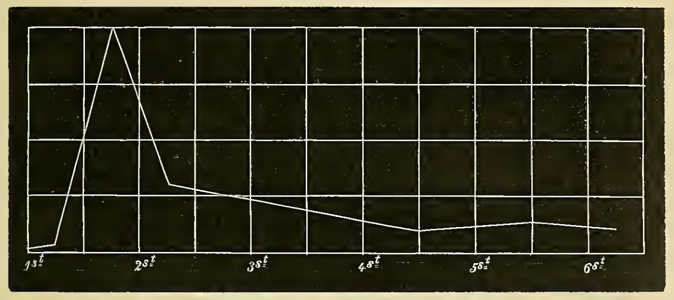
verlaufende Gefässe gebunden werden, so wird das Tier ebenfalls von Krämpfen befallen (KUSSMAUL-TENNER's Versuch).

Die Variationen der Blutzufuhr zum Gehirn sind schon oben (I, S. 217) besprochen worden.

An erwachsenen Menschen mit erworbenen Schädeldefekten pulsiert das Gehirn in derselben Weise wie beim jungen Kinde die Fontanellen. MOSSO hat an solchen Individuen gefunden, dass die Blutzufuhr zum Gehirn bei geistiger Arbeit und ganz besonders bei Gemütsbewegungen zunimmt, wobei zu gleicher Zeit die Gefässe der Extremitäten sich zusammenziehen.

Wenn es nun richtig ist, wie von der Mehrzahl der Autoren angenommen wird, dass den Gefässen des Gehirns die vasomotorischen Nerven ganz fehlen, so können die betreffenden Veränderungen der Blutzufuhr nur in der Weise erklärt werden, dass gleichzeitig mit der geistigen Arbeit bezw. der Gemütserregung das Gefässnervencentrum erregt wird und in verschiedenen extrakraniellen Gefässbezirken eine Kontraktion hervorruft, wodurch eine grössere Blutmenge als sonst dem Gehirn zugeführt wird.

Auch im Schlaf, wo keine bewussten Processe im Gehirn stattfinden, wird die Blutzufuhr zum Gehirn durch allerlei Sinnesreize vermehrt und zwar ohne dass das Individuum dabei erwacht.



Figur 190. Kurve über die Tiefe des Schlafes. Nach Piesbergen. Von links nach rechts zu lesen.

2. Ermüdung und Schlaf. Nicht allein die geistige Arbeit, sondern auch der wache Zustand an sich ermüdet das Gehirn oder richtiger das Grosshirn, und es hat daher von Zeit zu Zeit einer Erholung nötig.

Diese Erholung erhält das Grosshirn durch den Schlaf — wenn das Individuum eine längere Zeit am Schlafen verhindert wird, so treten schliesslich sehr bedeutende, sowohl geistige als körperliche Störungen auf.

Um die Festigkeit des Schlafes festzustellen, hat man den Schwellenwert des zum Erwecken des Schlafenden notwendigen Gehörreizes in verschiedenen Intervallen nach dem Einschlafen bestimmt. Bis zum zweiten Viertel der zweiten Stunde nimmt die Tiefe des Schlafes nach MÖNNINGHOFF und PIESBERGEN ganz allmählich zu. Im zweiten und dritten Viertel derselben Stunde steigt die Festigkeit sehr rasch und sehr bedeutend, um dann auch ebenso rasch wieder abzunehmen, bis zum zweiten Viertel der dritten Stunde. Von diesem Zeitpunkt an tritt eine allmähliche Abnahme der Schlaffestigkeit ein, welche anhält bis zur zweiten Hälfte der fünften Stunde. Dieser Moment ist gekennzeichnet durch eine beginnende geringe Steigerung der Schlafintensität. In einer Stunde, also im Verlauf von $5^1/_2$ Schlafstunden, hat sie ihren Höhepunkt erreicht, von wo aus sie allmählich abnimmt, bis allgemeine Verflachung des Schlafes eingetreten ist (vgl. die graphische Darstellung, Fig. 190).

Im Schlaf ist der Stoffwechsel geringer als im wachen Zustande, und zwar ist die Abnahme um so grösser, je fester der Schlaf. Wenn die Kohlensäureabgabe als

Massstab des Stoffwechsels angenommen wird, so verhält sich dieser im Schlaf und im wachen Zustande (beim nicht arbeitenden, aber auch nicht vollständig ruhenden Menschen) im Mittel wie 100 : 145. Diese Herabsetzung des Stoffwechsels im Schlaf ist in erster Linie von dem Aufhören der willkürlichen Muskelbewegungen abhängig, wie ohne weiteres daraus hervorgeht, dass der Stoffwechsel auch im wachen Zustande auf denselben geringen Wert als im Schlaf herabgedrückt werden kann, wenn man die Muskeln vollkommen erschlafft und alle willkürlichen Bewegungen vermeidet (Johansson).

Nach einigen Ermittelungen über die zweistündige Kohlensäureabgabe im Schlaf trifft das Minimum derselben, welches wohl zu einem gewissen Grade einen Ausdruck für den tiefsten Schlaf darstellt, etwa in der Mitte der 6—8 Stunden dauernden Schlafzeit ein.

Ausserdem hat man beim Schlaf folgende Eigentümlichkeiten beobachtet. Die Augen sind mit kontrahierten Pupillen nach innen und etwas nach oben gewendet; die Atembewegungen sind weniger frequent als im wachen Zustande und auch beim Manne wesentlich kostal; ausserdem ist die Atmung zuweilen eine periodisch aussetzende. Die Herzschläge sind retardiert; der Gefässtonus nimmt in den Hautgefässen und wahrscheinlich auch in den Gefässen der Eingeweide ab, und infolge dessen sinkt der Blutdruck. Dies bewirkt seinerseits, wie von mehreren Autoren angegeben wird, dass die Blutzufuhr zum Gehirn geringer wird als im wachen Zustande. Andere Autoren haben indes beim Schlaf eine Zunahme der Blutfülle im Gehirn beobachtet.

Howell hat die Volumenvariationen der Hand und des unteren Teiles des Unterarmes im Schlaf plethysmographisch untersucht und dabei gefunden, dass die Blutfülle dieser Körperteile vom Beginn des Schlafes an allmählich zunimmt, um nach etwa 1 — $1^3/_4$ Stunden ihr Maximum zu erreichen. Auf diesem bleibt sie bis etwa $^3/_4$ Stunde vor dem Erwachen und nimmt jetzt ziemlich schnell wieder ab.

Wie Sinnesreize genügender Stärke den Schlafenden erwecken, so begünstigt das Abhalten aller Sinnesreizung den Eintritt des Schlafes, besonders wenn keine lebhaften bewussten Vorgänge die Aufmerksamkeit erregen. Strümpell hat einen Fall mitgeteilt, in welchem der Kranke bei vollständiger Aufhebung der Hautempfindungen noch an dem einen Auge blind und an dem einen Ohr taub war. Sobald man das noch sehende Auge zuschloss und das noch funktionstüchtige Ohr verstopfte, schlief der Kranke ein.

Dass der Schlaf nicht ausschliesslich wenigstens von Vorgängen in der Grosshirnrinde bedingt ist, geht zu voller Evidenz daraus hervor, dass man auch bei entgrosshirnten Tieren, wie schon erwähnt (II, S. 334), den Wechsel vom wachen Zustand und Schlaf beobachten kann. — Eine Darstellung der zahlreichen über den Schlaf aufgestellten Hypothesen kann hier nicht in Frage kommen, da es keiner unter diesen gelungen ist, eine wirkliche Erklärung des Schlafes zu geben.

3. Die Temperatur des Gehirns. Vor kurzem hat Mosso unter Anwendung sehr feiner Thermometer die Temperaturverhältnisse des Gehirns an Tieren und an Menschen mit Schädeldefekten eingehend untersucht und dabei unter anderem folgendes gefunden. Wegen seiner geringen Bedeckung hat das Gehirn eine niedrigere Temperatur als das Rectum. Im Gehirn tritt aber unter Umständen, z. B. durch lokale Einwirkung von Atropin, Cocaïn, Alkohol, durch genügend starke elektrische Reizung, durch Anämie und Asphyxie eine Temperatursteigerung auf, welche von Kreislaufsveränderungen unabhängig ist.

Chloroform, schmerzhafte Eindrücke u. s. w. rufen keine nennenswerten Änderungen der Temperaturkurve des Gehirns hervor. Auch die bewussten Vorgänge üben auf die Gehirntemperatur einen so geringen Einfluss aus, dass wir sie nicht erkennen können, oder dass sie gleichzeitig mit anderen Vorgängen bestehen, in deren Folge das Gehirn erkältet, wenngleich die Funktion des Denkens und der Bewegung fortbestehen.

Dagegen existieren unbewusste, durch äussere Einflüsse bedingte Prozesse, durch welche die Temperatur des Gehirns gesteigert wird.

4. Der intrakranielle Druck. Der die Rückgratshöhle ausfüllende Liquor cerebro-spinalis übt auf die Wände dieses Hohlraumes einen Druck aus, welcher, wenn

er mittelst eines in ein Loch im Schädel eingesetzten Manometers geeigneter Konstruktion gemessen wird, bei Tieren in horizontaler Lage etwa 5—10 mm Hg beträgt und also dem intrakraniellen Venendrucke ungefähr gleich ist. Bei verschiedenen Körperstellungen schwankt er nicht unbeträchtlich, steigt, wenn der Hinterkörper erhöht wird, sinkt im entgegengesetzten Falle und kann dabei sogar negative Werte erreichen (Sivén).

Nach Bayliss und Hill findet sich kein Mechanismus vor, durch welchen der intrakranielle Druck konstant erhalten wird; die Verrichtungen des Gehirns scheinen innerhalb weiter Grenzen von dem intrakraniellen Druck unabhängig zu sein, wenn nicht durch die Verengerung der Schädelhöhle die Cirkulation im Gehirn erschwert wird, so dass eine Hirnanämie auftritt. Unter solchen Umständen werden durch Wirkung auf die Centren des Kopfmarkes unter anderem die Atmung verlangsamt und schliesslich aufgehoben, die Herzschläge retardiert, der Blutdruck erhöht.

Die Abflusswege des Liquor cerebro-spinalis sind zu grossem Teil wenigstens die Venen. Nach Injektion von mit Methylenblau gefärbter Kochsalzlösung in die Schädelhöhle erscheint schon binnen 15—30 Minuten blau gefärbter Harn (Hill).

FÜNFUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Die specielle Nervenphysiologie.

Bei der Darstellung der Verrichtungen der verschiedenen Organe und Organsysteme habe ich bereits ihre Innervation besprochen und brauche daher in diesem Kapitel nur die allgemeinsten Züge der speciellen Nervenphysiologie darzustellen. Betreffend Einzelheiten und kontroverse Punkte verweise ich auf die früheren Kapitel dieses Buches; über die rein anatomischen Angaben vergleiche die anatomischen Lehrbücher.

§ 1. Die Gehirnnerven.

I. N. olfactorius, der Geruchsnerv (vgl. II, S. 121).

II. N. opticus, der Sehnerv (vgl. II, S. 163). Dieser enthält nicht allein centripetale, sondern auch centrifugale Nervenfasern, worüber vgl. S. 225.

III. N. oculomotorius, der gemeinschaftliche Augenmuskelnerv, versorgt die MM. levator palpebrae superioris, rectus superior, inferior und internus, sowie den Obliquus inferior, ferner den Ciliar- oder Akkommodationsmuskel (II, S. 210) und den M. sphincter pupillae (II, S. 200).

IV. N. trochlearis, der Rollmuskelnerv, ist ausschliesslich für den M. obliquus superior bestimmt.

V. N. trigeminus, der dreigeteilte Nerv, enthält sowohl centrifugale als centripetale Fasern.

Die centrifugalen Fasern innervieren die Kaumuskeln (MM. masseter, temporalis, pterygoideus ext. und int.), ferner die MM. mylohyoideus, tensor veli palatini und tensor tympani (vgl. II, S. 260) sowie den vorderen Bauch des M. digastricus maxillae inf. Ausserdem wird angegeben, dass der Trigeminus sekretorische Fasern für die Thränendrüse und die Schweissdrüsen des Gesichts, gefässerweiternde Fasern für die Gesichtshaut und das Auge, sowie Fasern für den Constrictor und den Dilatator der Pupille enthält (II, S. 201).

Die centripetalen Fasern des Trigeminus stellen in erster Linie die sensiblen Nerven fast der ganzen Gesichtshaut, des Auges, der Nasen-

und der Mundhöhlenschleimhaut, der Zunge und der Zähne dar. Daneben führt der Trigeminus auch eine Anzahl Geschmacksnerven (vgl. II, S. 118).

VI. N. abducens, der äussere Augenmuskelnerv, innerviert den M. rectus externus und soll auch Fasern für den M. sphincter pupillae enthalten (vgl. II, S. 201).

VII. N. facialis, der Gesichtsnerv, enthält sekretorische Fasern für die Gl. submaxillaris, sublingualis (vgl. I, S. 235) und lacrymalis (II, S. 265), gefässerweiternde Fasern für die Gl. submaxillaris und den vorderen Teil der Zunge sowie motorische Fasern für den M. stapedius. Seine grösste Bedeutung hat er aber als Bewegungsnerv der Gesichtsmuskeln, deren physiologische Aufgabe besonders darin liegt, dass sie durch ihre Kontraktionen die Gesichtshaut in verschiedener Weise falten und dadurch die verschiedenen mimischen Ausdrücke hervorrufen. Hierüber hat Duchenne umfassende Untersuchungen gemacht und ist dabei unter anderem zu folgenden Resultaten gekommen.

Einige Gesichtsmuskeln haben, auch wenn sie isoliert in Thätigkeit treten, eine vollständig expressive Wirkung, so vor allem der M. supraciliaris, welcher dem Gesicht den Ausdruck des Leidens giebt. In hohem Grade expressiv sind ferner die Kontraktionen des M. zygomaticus major (Ausdruck der Freude) und des M. triangularis menti (Ausdruck der Traurigkeit).

Ergänzend expressiv wirkt die Plathysma myoides, welche alle Hautbedeckungen der unteren Gesichtspartie schief nach unten und aussen verzieht und die vordere Hälfte des Halses aufbläht. Dies hat freilich an sich gar keine mimische Bedeutung. Sobald aber dieser Muskel mit einem anderen kombiniert in Thätigkeit tritt, so bringt er mit ergreifender Wahrheit das Bild der heftigsten Leidenschaften, der Furcht, des Schreckes u. s. w. auf dem Gesicht zum Vorschein.

Durch Kombination mehrerer Muskeln kann eine grosse Zahl von verschiedenen Gesichtsausdrücken künstlich hervorgerufen werden, und zwar ist es nur selten notwendig, mehr als zwei Muskeln in Thätigkeit zu versetzen, um eine der Ausdrucksbewegungen, die der Mensch auf seinem Gesichte abzubilden vermag, in vollständiger Weise zuwege zu bringen.

Als Beispiel der Wirkung von kombinierter Muskelthätigkeit möge folgendes dienen. Der Ausdruck von Aufmerksamkeit wird durch den M. frontalis, der von Freude durch Zusammenwirken von Zygomaticus major und Orbicularis inferior hervorgerufen. Lässt man diese drei Muskeln zusammenwirken, so wird die Physiognomie ankündigen, dass die Seele unter dem Eindruck einer glücklichen Nachricht steht. Wenn man mit diesen Ausdrucksbewegungen noch die der Schlüpfrigkeit oder Lüsternheit verbindet, dadurch, dass man noch den M. transversus nasi zur Kontraktion bringt, so werden die sinnlichen Züge, die dieser letzteren Leidenschaft eigen sind, den besonderen Charakter der auf eine Ursache, die die Lüsternheit erweckt, gerichteten Aufmerksamkeit zeigen.

Wenn Muskeln, welche direkte Repräsentanten entgegengesetzter Leidenschaften sind, zusammenwirken, wird die Physiognomie im allgemeinen mehr oder weniger grimassenhaft und lässt auch das Urteil des Zuschauers in grosser Unsicherheit über ihre wirkliche Bedeutung. Indes besteht hier kein absoluter Antagonismus. Vereinigt man z. B. das durch Kontraktionen des M. zygomaticus major hervorgerufene Lächeln mit dem mässigen Weinen (durch Kontraktion des M. zygomaticus minor), so erhält man einen bewunderungswürdigen Ausdruck des Mitleidens, der äusserst sympathisch ist.

Litteratur: Duchenne, Physiologie der Bewegungen. Übersetzt von C. Wernicke. Cassel und Berlin 1885.

VIII. N. acusticus, der Gehörnerv, vermittelt durch den R. cochlearis die Gehörsempfindungen (vgl. II, S. 127) und übt durch den R. vestibularis die oben (II, S. 104) studierten von den Bogengängen und Otolithensäckchen ausgelösten Einwirkungen aus.

Da verschiedene Erfahrungen darauf hindeuten, dass der R. vestibularis für die Gehörsempfindungen wahrscheinlich gar keine Bedeutung hat, und da der VIII. Gehirnnerv jedenfalls nicht ausschliesslich im Dienste dieser Empfindungen steht, hat J. R. Ewald zur Vermeidung von Missverständnissen vorgeschlagen, ihn einfach als N. octavus zu bezeichnen.

IX. N. glossopharyngeus, der Zungenschlundkopfnerv, führt, ausser einigen motorischen Fasern, sekretorische Fasern zu der Parotis (I, S. 235), und gefässerweiternde Fasern zu den vorderen Gaumenbögen und den Tonsillen (I, S. 210). Unter seinen centripetalen Fasern sind vor allem die Geschmacksfasern zu nennen (II, S. 118), ferner auch sensible Nerven nach der Schleimhaut der Trommelhöhle und der Tuba Eustachii.

X. N. vagus, der herumschweifende Nerv, und

XI. N. accessorius, der Beinerv.

Da diese Nerven nebst dem N. glossopharyngeus schon bei ihrem Austritt in innige anatomische Beziehungen zueinander treten und die Frage von dem Anteil, den jeder dieser Nerven bei der Versorgung der zahlreichen von ihnen innervierten Organe nimmt, in sehr verschiedener Weise beantwortet worden ist, ist es, wie Grossmann vorgeschlagen hat, am zweckmässigsten, dieselben als ein Ganzes zusammenzufassen und bei ihnen nach der Lage der Bündel beim Austritt aus dem Kopfmark drei Bündel (oberstes, mittleres und unteres) zu unterscheiden. Das oberste Bündel lässt sich als N. glossopharyngeus beim Affen und Menschen leicht von den anderen trennen. Das untere Bündel ist der äussere Zweig des N. accessorius, welcher die MM. cucullaris und sternocleidomastoideus innerviert. Es bleibt also das aus den NN. vagus und accessorius (R. internus) gebildete Bündel übrig, in welchem das voroberste und das mittlere Bündel unterschieden werden.

Nach den Erfahrungen von Kreidl gehen beim Affen von dem vorobersten Bündel (dem Vagus der Anatomen) die motorischen Nerven der MM. palatoglossus und palatopharyngeus sowie der Pharynxkonstriktoren und des Oesophagus aus. Ferner finden sich hier die im N. laryngeus sup. verlaufenden motorischen Fasern und diejenigen centripetalen Lungennerven, welche die Selbststeuerung der Atmung besorgen (I, S. 309).

Im mittleren Bündel (N. accessorius der Anatomen) verlaufen die herzhemmenden Fasern (I, S. 164), die motorischen Fasern für den M. levator veli palatini und die im N. laryngeus inf. enthaltenen motorischen Fasern.

Im Vagusstamm finden sich noch folgende Fasern, deren Ursprung nicht näher bekannt ist, vor. 1. Centrifugale Nerven. α. Kreislaufsorgane: beschleunigende Herznerven (I, S. 167); gefässverengende Fasern für das Herz, den Magen, Darm, die Niere, die Milz und (?) die Lunge (I, S. 208); gefässerweiternde Fasern für die Koronargefässe und die Lunge (I, S. 210). β. Digestionsorgane: motorische Nerven für den Magen (I, S. 269), den Dünndarm und den oberen Teil des Dickdarmes (I, S. 273); hemmende Nerven für die Cardia und die Längsfasern des Dünndarmes (I, S. 269); sekre-

torische Nerven für die Magenschleimhaut und den Pankreas (I, S. 242, 250). γ. Atmungsorgane: motorische und (?) hemmende Fasern für die Bronchialmuskeln.

2. Centripetale Fasern. α. Kreislaufsorgane: den Depressor (I, S. 169). β. Atmungsorgane: centripetale Fasern aus dem Larynx.

XII. N. hypoglossus, der Zungenfleischnerv, innerviert die Muskulatur der Zunge.

§ 2. Die Rückenmarksnerven.

Peripher vom Spinalganglion vereinigen sich die demselben Segment des Rückenmarkes gehörigen vorderen und hinteren Wurzeln auf jeder Seite zum gemischten Nervenstamm. Jeder dieser Nervenstämme teilt sich dann in einen dorsalen und einen ventralen Ast. Die dorsalen Äste sind verhältnismässig schwach und versorgen die Haut und die Muskeln des Rückens; die viel stärkeren ventralen Äste sind für die Vorder- und Seitenteile des Halses, die Brust, den Bauch und die Extremitäten bestimmt.

Die dorsalen Zweige verlaufen alle isoliert bis zu ihrem Verbreitungsbezirk; mit Ausnahme der 12 Brustnerven flechten sich dagegen die ventralen Zweige reichlich untereinander zusammen und bilden sogen. Plexus, welche den grossen Hauptabschnitten des Körpers entsprechen.

Über die Verbreitung der den verschiedenen Wurzeln entstammenden Fasern liegen mehrere experimentelle und klinische Arbeiten vor. Unter diesen werde ich hauptsächlich die in der letzten Zeit von Kocher gegebene Darstellung der beim Menschen stattfindenden Verhältnisse hier berücksichtigen.

Figur 191. Spinale Sensibilitätstafel. Nach Kocher. Die Wurzelgebiete des Cervikalmarkes rot, die des Dorsalmarkes gelb, die des Lumbalmarkes grün, die des Sakralmarkes blau. Innerhalb jedes der Hauptgebiete sind die einzelnen Segmente um so dunkler schattiert, je tiefer sie liegen. Links Vorderseite; rechts Hinterseite.

a. Sensible Nerven.

Jede Nervenwurzel versorgt, auch wenn sie sich im Plexus verzweigt, ein zusammenhängendes Hautgebiet; dabei ist jedoch zu bemerken, dass sich die von verschiedenen Wurzeln innervierten Hautgebieten überdecken, so dass ein Hautgebiet, namentlich in der Seitenregion, doppelt, ja dreifach versorgt ist (Sherrington).

Figur 191 stellt nach Kocher die Verbreitungsgebiete der verschiedenen sensiblen Rückenmarkswurzeln schematisch dar. Dieselbe ist auf Grund

klinischer Beobachtungen an Menschen mit Totalquerläsionen in der Weise entworfen, dass bei Läsionen in verschiedenen Niveaus die obere Grenze der Insensibilität in die Figur eingetragen wurde. Aus der Zusammenstellung der so gewonnenen Grenzen erhält man das Hauptversorgungsgebiet der einzelnen Nervenwurzeln. In der Wirklichkeit greifen die Versorgungsgebiete der verschiedenen Nervenwurzeln beim Menschen wie bei den Tieren oben und unten erheblich übereinander. Die in der Abbildung eingetragenen Felder stellen die von jeder einzelnen Wurzel versorgten Kerngebiete dar.

b. Motorische Nerven.

In folgender Tabelle habe ich nach Kocher für die Skelettmuskeln die Entstammung der motorischen Nerven aus den verschiedenen Wurzeln zusammengestellt.

Wurzel	Muskeln
I. C.	Kleine Nackenmuskeln; Sterno-hyoideus; Sterno-thyreoideus; Omohyoideus.
II. C.	Sternocleido-mastoideus; Cucullaris.
III. C.	Platysma myoides.
IV. C.	Scaleni; Diaphragma.
V. C.	Rhomboidei; Supra- und infraspinatus; Coraco-brachialis; Biceps; Brachialis int.; Deltoideus; Supinator longus und brevis.
VI. C.	Subscapularis; Pectoralis major und minor; Pronator teres und quadratus; Latissimus dorsi; Teres major; Triceps; Serratus anticus major.
VII. C.	Extensoren und Flexoren des Handgelenks.
VIII. C.	Lange Finger-Extensoren und -Flexoren.
I. D.	Sämtliche kleine Muskeln der Hand und der Finger.
I.—XII. D.	Rückenmuskeln.
I.—XI. D.	Interkostalmuskeln.
VII.—XII. D.	Bauchmuskeln.
I. L.	Unterster Teil der Bauchmuskeln; Quadratus lumborum.
II. L.	Cremaster.
III. L.	Psoas; Sartorius; Iliacus int.; Pectineus; Adductoren des Oberschenkels.
IV. L.	Quadriceps femoris; Gracilis; Obturator externus?
V. L.	Glutaeus medius und minimus; Tensor fasciae latae; Semitendinosus; Semimembranosus; Biceps.
I. S.	Pyriformis; Obturator internus; Gemelli; Quadratus femoris; Glutaeus maximus; lange Extensoren des Fusses und der Zehen; Peroneus longus und brevis.
II. S.	Lange Flexoren des Fusses und der Zehen; grosse Wadenmuskeln; kleine Fussmuskeln.
III. S.	Ejakulationsmuskeln; Dammmuskeln.
IV. S.	Sphincter und Detrusor vesicae; Sphincter ani.
V. S.	Levator ani.

Zu dieser Zusammenstellung ist gleichwie bei der entsprechenden über die Verbreitungsgebiete der sensiblen Nerven zu bemerken, dass ein und derselbe Muskel von mehr als einer Rückenmarkswurzel versorgt wird. Dementsprechend beziehen sich die vorliegenden Angaben

auf Kerngebiete, d. h. auf Nerven, welche die Hauptzufuhr zu bestimmten Muskeln bilden. Nach Starr werden z. B. die Scaleni von der II. und III., das Diaphragma von der III. und IV., der Deltoideus von der IV. und V., der Biceps von der V. und VI. Cervikalwurzel, der Sartorius von den I. und II., der Quadriceps femoris von den II. und III., die Adduktoren des Oberschenkels von den III. und IV. Lumbalnerven innerviert u. s. w.

Es wurde seiner Zeit von Preyer und Krause behauptet, dass die einen Muskel bedeckende Haut mit sensiblen Fasern desselben Spinalnerven wie der unterliegende Muskel versorgt sei. Nach Sherrington ist dies indes nicht der Fall, denn hier kommen Verschiebungen vor, und im allgemeinen sind die Hautbezirke gegen die Muskelbezirke nach hinten verschoben. (Die centripetalen Muskelnerven scheinen indes segmentär den motorischen Fasern zu entsprechen.) Nur die Flexorenseite von Ober- und Unterschenkel und die Streckseite des Armes bilden von dieser Regel eine Ausnahme.

Litteratur: Kocher, Mitteilungen aus den Grenzgebieten der Medizin und Chirurgie, Bd. 1, 1896.

§ 3. Die sympathischen Nerven.

a. Der Zusammenhang zwischen den sympathischen Nerven und dem centralen Nervensystem.

Die in sympathischen Bahnen verlaufenden Nerven sind teils centripetale, teils centrifugale und beherrschen die verschiedensten, dem direkten Einfluss des Willens entzogenen Verrichtungen. Zu diesen Nerven gehören gefässverengende und gefässerweiternde Nerven, beschleunigende Herznerven, motorische und hemmende Nerven für den Magen, Darm, die Blase u. s. w. Sie stellen also den grössten Teil sämtlicher visceraler Nerven dar; wenn man zu ihnen noch die hauptsächlich in den IX.—XI. Cerebralnerven enthaltenen visceralen Fasern zählt, was sich aus mehreren Gesichtspunkten empfiehlt, so können wir sagen, dass *das sympathische Nervensystem sämtliche dem direkten Einfluss des Willens entzogenen Verrichtungen beherrscht.*

Alle diese Nerven stimmen darin überein, dass sie aus dem centralen Nervensystem entspringen und ihre Centra dort haben. Die zu ihnen gehörigen centrifugalen Fasern sind im Vergleich zu den übrigen dünn und münden (im Gegensatz zu den motorischen Nerven der Skelettmuskeln) während ihres peripheren Verlaufes in Nervenzellen ein, von welchen ihrerseits neue Bahnen ausgehen.

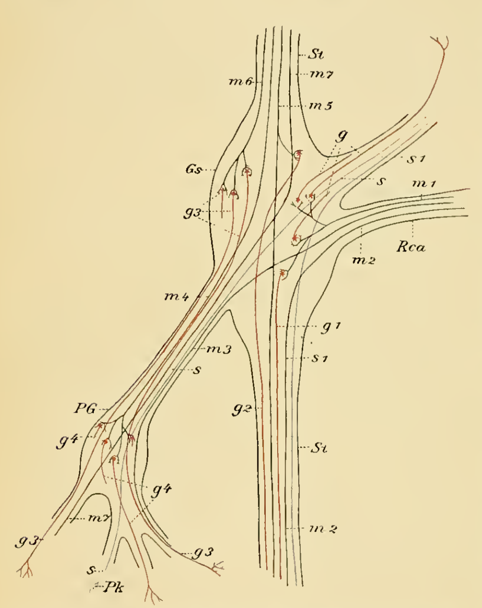
Die in sympathischen Bahnen befindlichen centripetalen Fasern sind zum grössten Teil Abkömmlinge der Nervenzellen der Spinalganglien; es finden sich aber unter diesen auch solche, welche aus peripheren Nervenzellen entspringen und also wirkliche sympathische Fasern darstellen (Langley).

Über die visceralen Fasern der Gehirnnerven haben wir schon berichtet und betreffend Einzelheiten verweise ich auf Specialarbeiten. Ich will also

nur die dem Rückenmark entstammenden visceralen Nerven hier berücksichtigen.

Diese praeganglionären Fasern (LANGLEY) treten ausschliesslich in den weissen Rami communicantes vom Rückenmark aus (GASKELL) und endigen alle mit Endverästelungen um Nervenzellen in näher oder ferner liegenden Ganglien.

Ihr Verlauf ist also ein längerer oder kürzerer (vgl. Fig. 192, m_1—m_7). Die einen Fasern (m_1) enden an den nächstliegenden Nervenzellen, andere (m_4, m_6) durchlaufen mehrere Ganglien, bevor sie zu ihren Endigungen gelangen und können hierbei durch Kollateralen auf eine Mehrheit von Zellen einwirken. Noch andere endlich finden erst an den am meisten peripherisch gelegenen Ganglien ihr Ende (m_2, m_3, m_7).



Figur 192. Schema zur Darstellung des Faserverlaufes im Sympathicus. Nach Kölliker. *PG*, peripherisches Ganglion; *Gs*, Ganglion des Grenzstranges; *PK*, Pacinisches Körperchen; *Rca*, weisser Ramus communicans; *Rcgr*, grauer Ramus communicans; *St*, Stamm des Grenzstranges. Die praeganglionären Fasern sind schwarz, die postganglionären rot, die centripetalen blau.

Aus den Nervenzellen der sympathischen Ganglien entstehen neue Bahnen (postganglionäre Fasern, LANGLEY; g, g_1, g_2, g_3, g_4), welche in ihrem Verlauf keine Beziehungen zu anderen Nervenzellen zeigen und bald nahe, bald entfernt von ihrem Ursprung mit freien Endigungen an glatten Muskeln oder in Drüsen u. s. w. endigen. Nach LANGLEY wird die periphere Bahn jeder Faser nur durch eine einzige Nervenzelle unterbrochen.

Zu den postganglionären Fasern gehören teils die in den grauen Rami communicantes nach den Cerebrospinalnerven verlaufenden Fasern, teils Zweige, die sich selbständig nach der Peripherie begeben.

b. Der Verlauf der sympathischen Fasern.

Nach GASKELL erhält der eigentliche Sympathicus (beim Hund) praeganglionäre Fasern nur von dem I. Brust- bis zum II. Lumbalnerven. Die

Cervikalnerven sowie der III., IV. und V. Lumbal- und I. Sakralnerv führen nach ihm in ihren vorderen Wurzeln keine Faserbündel kleinsten Kalibers und entsenden also keine weissen Rami communicantes. Dagegen sind solche in den II. und III. Sakralnerven vorhanden; diese Fasern bilden die Hauptportion der NN. erigentes, welche, ohne sich mit den Ganglien des sympathischen Grenzstranges zu verbinden, nach dem Plexus hypogastricus verlaufen. In Bezug auf ihren Bau, ihre Anordnung und ihren Verlauf stimmen sie also mit den Splanchnici wesentlich überein.

Die aus dem Rückenmark kommenden praeganglionären Fasern verlaufen nun nach allen grösseren und kleineren peripheren Ganglien und zwar so, dass eine Faser Zellen in 3—4 aufeinander folgenden Ganglien versorgt.

Die von einem und demselben Rückenmarksnerven ausgehenden weissen Rami communicantes stehen mit mehreren nacheinander folgenden Ganglien des Grenzstranges in Verbindung. Langley hat auf Grund seiner Tierversuche und der Erfahrungen der vergleichenden Anatomie folgendes Schema über die Beziehungen der Spinalnerven zu den einzelnen Sympathicusganglien beim Menschen entworfen.

I. D. Ggl. cerv. supr.
II. D. Ggl. cerv. supr.
III. D. Ggl. cerv. supr.
IV. D. Ggl. cerv. supr. und inf.
V. D. Ggl. cerv. supr. und inf. und I.—II. D. Ggl.
VI. D. Ggl. cerv. supr. und inf. und I.—V. D. Ggl.
VII. D. Ggl. cerv. inf. und I.—IX. D. Ggl.
VIII. D. V.—XI. D. Ggl.
IX. D. VIII.—XII. D. und I.—II. L. Ggl.
X. D. XI.—XII. D. und I.—III. L. Ggl.
XI. D. XII. D. und I.—IV. L. Ggl.
XII. D. I.—V. L. und I. S. Ggl.
I. L. II.—V. L. und I.—III. S. Ggl.
II. L. III.—V. L. und I.—V. S. Ggl. und Ggl. coccyg.

Über den Verlauf der postganglionären Fasern des Sympathicus finden wir bei Langley folgende Angaben.

Vom V. Brust- bis zum III. Sakralganglion entstehen aus den Nervenzellen des Ganglions Fasern, welche sich im grauen Ramus communicans zu dem entsprechenden Spinalnerven begeben und im allgemeinen denselben Verbreitungsbezirk als die centripetalen Fasern dieses Nerven haben.

Für die übrigen Ganglien des Grenzstranges gilt diese Regel nicht, sondern es werden von je einem Ganglion graue Rami communicantes nach mehreren Spinalnerven geschickt. Das oberste Halsganglion sendet postganglionäre Fasern zu einigen Gehirnnerven und die ersten 3 Cervikalnerven und das Ganglion stellatum zu allen Nerven vom III. oder IV. Cervikal- bis zum III. oder V. Brustnerven.

Unter den peripheren Ganglien sind besonders das Ganglion solare und das Ganglion mesentericum inferius zu nennen. Zusammen mit den Nierenganglien und zerstreuten Ganglien im Verlauf des Splanchnicus ver-

sorgt jenes die oberen Baucheingeweide; aus dem Ganglion mesentericum inferius entspringen Fasern nach den Eingeweiden des Beckens inkl. des Uterus.

Was sonst die sympathischen Fasern betrifft, verweise ich auf das in den vorhergehenden Kapiteln Mitgeteilte (beschleunigende Herznerven, I, S. 167; gefässverengende Nerven, I, S. 207; motorische und hemmende Nerven für den Magen, I, S. 269; motorische und hemmende Nerven für den Darm, I, S. 273; Blasennerven, I, S. 377; Schweissnerven, I, S. 381; pupillenerweiternde Nerven, II, S. 201).

Litteratur: Gaskell, Journal of physiology, Bd. 7, 1886. — Langley, mehrere Abhandlungen in Journal of physiology Bd. 12, 15, 17, 18, 19, 20; 1891—1896.

SECHSUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Physiologie der Zeugung und des Wachstums.

Erster Abschnitt.

Physiologie der Zeugung und der Geburt.

Die Physiologie der Zeugung umfasst ein so grosses Gebiet und bezieht sich auf so viele Zweige der gesamten Biologie, dass sogar eine ziemlich oberflächliche Erörterung der wichtigsten Prinzipfragen viel mehr Raum beanspruchen würde, als hier zu unserer Verfügung steht. Infolgedessen werde ich die Darstellung nur auf die vom speciell physiologischen Gesichtspunkte aus bedeutungsvollsten, bei den Menschen und den höheren Tieren stattfindenden Verhältnisse beschränken.

Die Zeugung erfolgt bei den meisten Tieren durch den Zusammentritt zweier verschiedenen geschlechtlichen Elemente, eines weiblichen und eines männlichen. Das weibliche Element ist das in dem Eierstock gebildete Ei, welches bei den Säugetieren im Jahre 1827 von Baer nachgewiesen wurde; das männliche Element stellen die in den Hoden gebildeten, von Leeuwenhoeck 1677 entdeckten Samenkörper, Spermatozoen, dar.

Bei den Säugetieren werden die Spermatozoen bei der Begattung in die Geschlechtsteile des weiblichen Individuums gebracht. Gelangt dann ein Ei zur Befruchtung, so entwickelt sich daraus im Körper des Weibes ein neues Individuum, welches nach erreichter Reife vom mütterlichen Körper herausgetrieben wird. Dieser Vorgang wird als Geburt (Partus) bezeichnet.

Bei der Geburt ist indes das neugeborene Individuum noch nicht so weit entwickelt, dass es sich durch die gewöhnliche Nahrung der betreffenden Tierart ernähren kann, sondern es muss noch eine Zeit lang seine Nahrung von der Mutter bekommen. Dies geschieht dadurch, dass nun die Milchdrüsen der Mutter in rege Thätigkeit treten und ein Sekret, die Milch, liefern, welches die für den Unterhalt des Neugeborenen notwendigen Nahrungsstoffe in richtiger Mischung enthält.

Die Physiologie der Zeugung, sowie wir sie hier begrenzen wollen, hat also die Verrichtungen der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane, die Begattung und Konception sowie die Geburt zu untersuchen.

§ 1. Die männlichen Geschlechtsorgane.

Diese sind: die Hoden, welche die Spermatozoen erzeugen; die accessorischen Geschlechtsdrüsen (Gl. vesiculares, Prostata und Gl. Cowperi), welche Sekrete liefern, die bei der Begattung der Samenflüssigkeit zugemischt werden; und das männliche Glied (Penis), welches die Einführung der Samenflüssigkeit in die weiblichen Geschlechtsorgane vermittelt.

a. Die Hoden.

Etwa im Alter von 15 Jahren tritt beim Manne die Geschlechtsreife (Pubertät) ein. Die Hoden fangen an, an Volumen zuzunehmen und Samenflüssigkeit abzusondern. Zu gleicher Zeit löst sich die Vorhaut vom Glans penis, und auch der übrige Körper erleidet wesentliche Veränderungen: die Knochen und Muskeln werden kräftiger (vgl. unten S. 416), der Kehlkopf nimmt an Grösse zu, der Stimmwechsel (II, S. 157) tritt ein, u. s. w.

Wenn die Hoden vor erreichter Geschlechtsreife entfernt werden (Kastration), so bleiben diese Veränderungen im Körper aus, was so deutlich als möglich bezeugt, dass dieselben gerade von den Hoden bedingt sind.

Auch der allgemeine Charakter des Individuums wird durch die Kastration in unzweideutiger Weise beeinflusst, wie am besten aus dem Vergleich zwischen dem zeugungsfähigen Stier und dem kastrierten Ochsen hervorgeht. Daraus folgt, dass das, wodurch das Individuum gerade als Mann gekennzeichnet wird, im wesentlichsten Zusammenhang mit den Hoden und ihrer Thätigkeit steht (vgl. auch I, S. 343).

Die Spermatozoen sind kleine, mit einem dickeren Kopf und einem dünnen Schwanz versehene Körperchen, welche durch die peitschenartigen Bewegungen des letzteren selbständige Lokomotionen ausführen können. Die Geschwindigkeit ihrer translatorischen Bewegung ist ziemlich gross: 0.05 bis 0.15 mm in der Sekunde.

Die Spermatozoen werden durch eigentümliche Umwandlungen aus gewissen Zellen der Hoden gebildet (darüber siehe die Lehrbücher der Gewebelehre). Nach Lode finden sich in 1 k.-mm menschlicher Samenflüssigkeit etwa 60000 Spermatozoen. Die Menge der in einer Ejakulation ausgegossenen Samenflüssigkeit kann auf etwa 3 ccm geschätzt werden: die Zahl aller in einem Ejakulate vorhandenen Spermatozoen würde demnach 180000000 betragen, was in Anbetracht der Thatsache, dass bei der Befruchtung nur ein einziges Spermatozoon in das Ei hineindringen darf, als ungeheuer gross bezeichnet werden muss.

b. Die accessorischen Geschlechtsdrüsen.

Dass diese Drüsen bei den Geschlechtsverrichtungen eine nicht ganz unwesentliche Rolle spielen dürften, geht daraus hervor, dass sie bei Kastraten verkümmern. Findet die Kastration vor der Geschlechtsreife statt, so gelangen sie überhaupt nicht zur Entwickelung.

Über Besonderheiten in den Verrichtungen der einzelnen Drüsen lässt sich zur Zeit nichts sagen; die vergleichend-anatomischen Erfahrungen, laut welchen die relative Grösse dieser Drüsen bei verschiedenen Tierarten

beträchtlich schwankt, spricht möglicherweise dafür, dass sie wesentlich eine gemeinsame Aufgabe haben.

Die sogen. Samenblasen sind kein Receptaculum für den Samen, sondern enthalten ein eigenes in ihnen gebildetes Sekret, infolgedessen sie von OWEN als Gl. vesiculares bezeichnet werden. Wenn diese Drüsen allein oder im Verein mit der Prostata exstirpiert werden, so bleibt der Geschlechtstrieb ganz unverändert bestehen; auch die Begattung erfolgt in derselben Weise und mit derselben Häufigkeit als beim normalen Tiere. Die Brunst und ihre Befriedigung sind also von diesen Drüsen ganz unabhängig.

Dagegen leidet dabei die Zeugungsfähigkeit wesentliche Einbusse. Nach alleiniger Exstirpation der Gl. vesiculares wird sie bei den weissen Ratten wenigstens in einem sehr hohen Grade herabgesetzt, nach Exstirpation von diesen und dem grössten Teil der Prostata ganz aufgehoben.

Die accessorischen Geschlechtsdrüsen sind also für die Entfaltung des Zeugungsvermögens absolut notwendig (STEINACH).

Dies könnte davon bedingt sein, dass das Leben und die Beweglichkeit der Spermatozoen durch die betreffenden Sekrete in günstiger Richtung beeinflusst würden. Dafür spricht gewissermassen die Erfahrung STEINACH's, dass die Spermatozoen im Prostatasekret 7—10mal länger als in physiologischer Kochsalzlösung beweglich bleiben. Auch könnte eine möglicherweise vorhandene, für die Spermatozoen sehr schädliche saure Reaktion der Vaginalschleimhaut durch die Alkalicität der Sekrete neutralisiert werden.

Beim Meerschweinchen erstarrt das Sekret der Gl. vesiculares, nachdem es in die Vagina ergossen ist, zu einem Propf, welcher das Abfliessen des Samens verhindert.

c. Die Erektion und Ejakulation.

Bei der Begattung wird der Penis steif und dadurch geeignet, in die Vagina hineingeführt zu werden (Erektion). Durch Reibung an den Wänden der Vagina wird ein Reflex ausgelöst, durch welchen der Samen samt den Sekreten der accessorischen Geschlechtsdrüsen in die weiblichen Geschlechtsteile ausgegossen wird (Ejakulation). Damit ist die Begattung beendet, der Penis wird wieder schlaff und aus der Vagina herausgezogen.

Die Erektion kommt dadurch zustande, dass die drei Schwellkörper des Penis durch Blut strotzend gefüllt werden, indem sich die zuführenden Arterien unter Einwirkung von vasodilatatorischen Nerven erweitern. Diese, von ECKHARD entdeckten und später von LOVÉN u. a. näher studierten Nerven (NN. erigentes) treten in den vorderen Wurzeln des I.—III. Sakralnerven vom Rückenmark heraus, vereinigen sich mit dem Plexus hypogastricus und verlaufen dann nach dem Penis. Sie haben ihr Centrum im untersten Teil des Rückenmarkes; nach Durchtrennung des Rückenmarkes zwischen dem Dorsal- und Lumbalteil kann die Erektion noch reflektorisch hervorgerufen werden (vgl. II, S. 295). Im Augenblick der Durchschneidung tritt beim Meerschweinchen wenigstens eine Erektion und Ejakulation ein (SPINA).

Auch die höheren nervösen Centren wirken auf die Erektion ein: durch elektrische Reizung des Halsmarkes, der Gehirnbrücke und des Grosshirn-

schenkels erzielte Eckhard bei Tieren Erektion. Dass vom Grosshirn aus die Nervi erigentes in irgend einer Weise erregt werden können, beweist die Thatsache, dass beim Menschen die Erektion oft durch blosse Vorstellungen erotischer Art, ohne jede körperliche Berührung hervorgerufen wird.

Bei der Erektion wird der Zutritt zur Harnblase durch die Schwellung des Caput gallinaginis vermieden. Ausserdem werden die Venen des Gliedes durch Kontraktion der an der Harnröhre liegenden Muskulatur komprimiert und dadurch der Abfluss des Blutes aus dem Penis erschwert — was seinerseits die Stärke der Erektion noch erhöht. An sich bedingt dagegen die alleinige Kompression der Penisvenen keine Erektion.

Die Erektion steht selbstverständlich in einer sehr nahen Beziehung zu den Testes: indessen zeigt die Erfahrung sowohl an Tieren als an Menschen, dass auch bei Kastraten eine Erektion möglich ist, wie ja auch der Geschlechtstrieb bei ihnen sich vorfinden kann.

Bei der Ejakulation wird der Samen durch peristaltische Kontraktionen des Samenleiters in die Harnröhre und von dort durch Kontraktion der MM. bulbo- und ischiocavernosus herausgetrieben.

Die Ejakulation kann auch ohne Erektion stattfinden; am Meerschweinchen z. B. wenn man durch eine Sonde das Rückenmark zermalmt. Bei dem genannten Tiere fand Rémy auf der V. cava inferior in der Höhe der Nierenvenen ein kleines Ganglion, dessen elektrische Reizung, ohne Erektion, eine rasche Ejakulation bewirkte. Nach Durchschneidung des vom Ganglion ausgehenden Nerven sollen Erektion und Ejakulation, trotz beibehaltenem Geschlechtstrieb, nicht mehr möglich sein.

§ 2. Die weiblichen Geschlechtsorgane[1].

a. Die Eierstöcke und die Tuben.

In der Eierstocksanlage bilden sich schon bei sehr frühen Stadien des intrauterinen Lebens die Ureier, welche sich bei weiterem Fortschritt der Entwickelung mit einer Schicht von Keimepithelzellen umgeben und so die Primärfollikel darstellen.

Aus diesen entwickeln sich die Graaf'schen Follikel in folgender Weise. Das Epithel, welches das Ei umgiebt, beginnt zu wuchern und wird mehrschichtig. Zwischen beiden sammelt sich allmählich, teils durch Transsudation aus den umgebenden Gefässen, teils durch Zerfall von Epithelzellen, eine gewisse Menge Flüssigkeit. Beim Menschen findet sich dieser Liquor follicularis nur in dem nach der Oberfläche des Ovariums liegenden Teil des Follikels vor. Im medialen Teil bildet das Epithel dagegen den Cumulus oophorus, welcher das Ei umschliesst. Aussen wird der Follikel von einem bindegewebigen Mantel, der Theca folliculi umgeben.

Gleichzeitig wächst nun auch das Ei nebst seinem Kern (der Keimblase) und Kernkörperchen (dem Keimfleck) heran und wird endlich von einer Membran, der vom Epithel abgesonderten Zona pellucida umgeben. Diese ist aber durch einen schmalen Raum von dem Eie getrennt.

Bei der weiteren Entwickelung des Eies wird vom Centrum desselben an das Protoplasma in Dotterelemente umgewandelt, und schliesslich bleibt

[1]) Die folgende Darstellung stützt sich wesentlich auf W. Nagel, Die weiblichen Geschlechtsorgane (v. Bardeleben's Handbuch der Anatomie des Menschen VII, 2:1; Jena 1896).

vom Protoplasma nur eine dünne, peripherisch gelegene Schicht zurück, welche das selbständig bewegliche Keimbläschen umgiebt.

Die Entwickelung der Primärfollikel zu Graaf'schen Follikeln findet schon vor der Geschlechtsreife, ja noch im Mutterleibe statt. Die Eier sind aber noch nicht konceptionsfähig.

Konceptionsfähig werden die Eier erst beim Eintritt der Geschlechtsreife, d. h. etwa um das 14. Lebensjahr. Die Eier sind jetzt etwa doppelt so gross wie vorher, haben einen Durchmesser von ungefähr 0.2 mm, und aus ihren Keimbläschen treten ein bis zwei Richtungskörperchen heraus.

Wenn der Follikel eine gewisse Grösse erreicht hat, so erscheint eine mächtige Wucherung in der inneren Schicht der Theca folliculi, welche endlich Eröffnen derselben und Austritt des Eies herbeiführt. Die hierbei stattfindenden Vorgänge gestalten sich, nach Nagel's Darstellung, folgendermassen. Die Gefässe der Theca entwickeln sich stark, und die Zellen vermehren sich ungeheuer. Dabei füllt sich ihr Protoplasma mit einer eigenartigen Masse, wodurch die ganze Innenwand des Follikels einen gelblichen Schimmer erhält.

Die so veränderte innere Schicht bekommt ein wellenförmiges Aussehen, indem die Zellen (die *Luteinzellen*) papillenartig geordnet werden. Hierdurch wird der Follikelinhalt nach der an der Oberfläche des Ovariums sich befindenden dünnsten Stelle des Follikels vorgeschoben und so der Follikel zum Eröffnen gebracht. Mit dieser Wucherung der Luteinzellen geht eine Fettmetamorphose des Follikelepithels Hand in Hand, wodurch das Ei mit seinem Epithel aus dem Cumulus oophorus gelöst wird. Der entleerte Inhalt des Follikels wird zum Teil wenigstens durch einen Bluterguss ersetzt: statt des Graaf'schen Follikels haben wir nun ein *Corpus luteum*.

Das Ei gelangt also in die Bauchhöhle und soll in die *Tuba Faloppii* hineinkommen, um in derselben weiter nach dem Uterus befördert zu werden.

Die abdominale Öffnung der Tuba ist von den *Fimbrien* umgeben, unter welchen eine, die *Fimbria ovarica* sich mehr oder weniger nahe gegen das Ovarium erstreckt. Der Zwischenraum zwischen diesem und der Fimbria ovarica bildet eine Rinne und ist wie die Fimbrien und die Tubaschleimhaut von Flimmerepithel bekleidet, welches in der Richtung nach der Tuba schlägt. Der durch dieses Flimmern in den umgebenden kapillaren Räumen zwischen den Eingeweiden erzeugte Strom spielt wahrscheinlich bei der Fortleitung des in die Bauchhöhle entleerten Eies eine hervorragende Rolle. Wesentlich wird diese Stromerzeugung durch die eigentümliche Lage der Tuben unterstützt, wodurch gewissermassen eine gegen die Bauchhöhle hin abgeschlossene Tasche um die Eierstöcke gebildet wird.

In der Tuba wird das Ei durch die Bewegungen der Flimmerhaare gegen den Uterus verschoben. Diese Wanderung, bei welcher die vom Cumulus oophorus am Eie zurückgebliebenen Reste abgestreift werden, soll etwa drei Tage dauern.

Es ist wahrscheinlich, dass unter den aus den Eierstöcken herausgetretenen Eiern zahlreiche nie in die Tuba hineinkommen, sondern in der Bauchhöhle verloren gehen.

Über den Zeitpunkt der Lösung des geschlechtsreifen Eies vom Eierstock gehen die Ansichten sehr auseinander, und eine bestimmte Entscheidung ist noch nicht gegeben worden. Einige Autoren stellen sich vor, dass dies nur im Zusammenhang mit der Menstruation (vor oder nach derselben) stattfindet, andere dagegen dass die Eilösung viel öfter, sogar im Anschluss an jede Begattung erfolgt.

b. Die Gebärmutter.

Die Gebärmutter, Uterus, ist ein hohles Organ, welches dazu dient, das befruchtete Ei bis zur Reife des Foetus zu beherbergen und die Zufuhr von Nahrung zu demselben zu besorgen. Die Wand der Gebärmutter besteht aussen aus vielfach durcheinander verflochtenen glatten Muskelfasern und innen aus einer Schleimhaut mit flimmerndem Epithel, von welchem aus Einstülpungen bis in die Muskelschicht (Schleimdrüsen) hineindringen. Die Cilien des Epithels schlagen in der Richtung von oben nach unten, vom Fundus nach dem inneren Muttermund.

Unter allen anderen Organen des Körpers zeichnet sich die Gebärmutter in hohem Grade dadurch aus, dass hier unter völlig normalen Verhältnissen sehr bedeutende Gewebsveränderungen stattfinden. Diese hängen teils mit der Menstruation, teils mit der Gravidität zusammen.

Als Menstruation bezeichnet man eine bei geschlechtsreifen Frauen in Perioden von etwa 28 Tagen wiederkommende und etwa 4 Tage lang dauernde Blutung aus dem Uterus. Diese erscheint beim Eintritt der Geschlechtsreife, also etwa um das 14. Lebensjahr, und stellt das äussere Zeichen derselben dar. Die Menge des Menstrualblutes wird auf etwa 100—200 kcm geschätzt. Es kommen indes vielfache Variationen in dieser Hinsicht vor.

Wie beim Manne macht sich auch bei der Frau die Pubertät durch andere Veränderungen im Körper geltend: die Milchdrüsen nehmen an Umfang zu, die Gestalt verliert die kindliche Zartheit und wird, durch subkutane Fettablagerung, voller, u. s. w. Auch bei der Frau ruft die Kastration (Exstirpation der Ovarien) eine Reihe von mehr oder minder scharf hervortretenden Veränderungen hervor.

Etwa im Alter von 45 bis 50 Jahren hört die Menstruation allmählich auf, und die Frau hat nunmehr ihre Zeugungsfähigkeit verloren. Dieses Alter wird als Climacterium bezeichnet.

5 bis 10 Tage vor dem Eintritt der monatlichen Blutung werden die Gefässe der Uterusschleimhaut erweitert, diese selbst geschwollen, und in ihren oberen Schichten tritt eine Epithelwucherung auf. Dann erfolgt im subepithelialen Gewebe eine Blutung, welche wahrscheinlich nicht durch Berstung der Gefässe, sondern durch Austritt von roten Blutkörperchen aus denselben bedingt ist. Die Nutrition der Schleimhaut wird dadurch herabgesetzt, und infolgedessen ihre oberflächlichste Schicht abgestossen (Decidua menstrualis). — Nach anderen Autoren würde indes die Schleimhaut nicht abgestossen, sondern nur von ihrer Unterlage abgehoben und vom ausgegossenen Blut durchbrochen werden.

Die Menstruation dauert etwa 4 Tage, der Restitutionsprozess, welcher von dem zurückgebliebenen Epithel und dessen Einstülpungen ausgeht, etwa 5 bis 10 Tage. Monatlich wäre also die Gebärmutter während 14 bis 24 Tage Sitz sehr bedeutender Gewebsveränderungen.

Die physiologische Bedeutung der Menstruation dürfte aller Wahrscheinlichkeit nach darin liegen, die Uterusschleimhaut für die Aufnahme des befruchteten Eies vorzubereiten.

Wie die übrige Schleimhaut der Gebärmutter trägt auch die des Cervix ein flimmerndes Epithel, dessen Einstülpungen, die Cervikaldrüsen, einen klaren, zähen Schleim absondern. Ein von diesen entstammender Schleimpfropf füllt stets während der Schwangerschaft den Cervicalkanal aus.

Bei Greisinnen, bei welchen keine Eilösung mehr erfolgt, schrumpft die Uterinschleimhaut, das Bindegewebe nimmt dagegen an Umfang zu, die Cervixdrüsen gehen zu Grunde, und das Epithel wirft die Flimmerhaare ab.

c. Die Schwangerschaft und die Geburt.

Die Spermatozoen sind, wie schon bemerkt, selbständig beweglich und können grosse Strecken zurücklegen. Teils dadurch, teils durch Kontraktionen des Uterus und der Tuben können sie gegen den in entgegengesetzter Richtung erfolgenden Schlag der Flimmerzellen nach oben dringen und sogar bis in die Bauchhöhle gelangen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass der Chemotropismus (vgl. I, S. 53) in wesentlichem Grade dazu beiträgt, die Spermatozoen mit dem Ei in Berührung zu bringen.

Das Spermatozoon dringt dann in das Ei hinein und ruft darin diejenigen Veränderungen hervor, welche es dem Eie möglich machen, sich zu einem neuen Individuum zu entwickeln. Damit die Entwickelung ungestört fortgehen soll, darf indes nur ein einziges Spermatozoon in das Ei hineinkommen.

Wenn ein also befruchtetes Ei vorhanden ist, so bleibt die Menstruation aus: das Ei setzt sich in der Uterusschleimhaut fest und wird vom wuchernden Epithel umwachsen. Derjenige Teil der Uterusschleimhaut, wo sich das Ei einpflanzt, heisst Decidua vera, derjenige aber, welcher das Ei umwächst und einschliesst, Decidua reflexa.

Das für seine Ernährung notwendige Material bekommt das Ei von der Mutter durch die Placenta. — Je nachdem sich das Ei vergrössert, nimmt auch die Gebärmutter an Grösse zu, so dass ihre Höhle, die früher nur etwa 2—5 cm betrug, am Ende der Schwangerschaft ein Volumen von 5000 bis 7000 kcm erreicht.

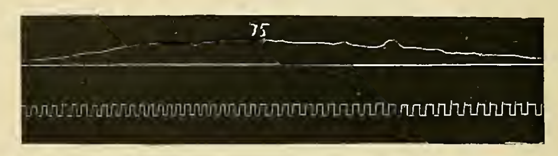
Diese kolossale Entwickelung des Uterus ruft wunderbar geringe Veränderungen im Gesamtorganismus hervor, und als bleibende Veränderungen erscheinen eigentlich nur die durch die übermässige Dehnung der Bauchwandungen hervorgerufenen subkutanen Risse, welche das unfehlbare Zeichen einer durchgemachten Gravidität darstellen, sowie die anatomischen Veränderungen des Uterus, worüber näheres in den geburtshülflichen Lehrbüchern.

Die Schwangerschaft dauert 10 Menstruationsperioden, d. h. etwa 280 Tage, und dann tritt die Geburt (Partus) ein.

Die Geburt bezweckt, durch kräftige Kontraktionen des Uterus, welche von Kontraktionen der Bauchpresse, d. h. gleichzeitigen Zusammenziehungen des Zwerchfells und der Bauchmuskeln wesentlich unterstützt werden, das reife Kind aus der Höhle der Gebärmutter herauszutreiben. Zu diesem Zwecke wird zuerst die Cervix gegen das im Uterus liegende Ei nach allen Seiten gezogen, bis der Muttermund verstreicht, d. h. so erweitert wird, dass das Kind durch denselben herausgepresst werden kann. Dieser Abschnitt der Geburt heisst die Eröffnungsperiode; der nun folgende bis zu vollbrachter Geburt die Austreibungsperiode. Jene dauert bei Erstgebärenden etwa 12 Stunden, bei Mehrgebärenden etwa 6 Stunden; die Länge der Austreibungsperiode wird auf 2 Stunden veranschlagt. Indes kommen sehr beträchtliche Schwankungen in der Dauer der Geburt vor.

Die Kontraktionen der Gebärmutter, welche sehr schmerzhaft sind und daher als Wehen bezeichnet werden, finden nicht ununterbrochen, sondern in gewissen Intervallen, Wehenpausen, statt.

Die Dauer dieser Intervalle ist im Anfang der Eröffnungsperiode am grössten, wird in der Mitte derselben geringer und erreicht am Ende der



Figur 194. Normale Wehenkurve. Nach Westermark. Von links nach rechts zu lesen.

Eröffnungsperiode sowie während der Austreibungsperiode ihr Minimum (kleiner als 100 Sek.). Durch lange und starke Wehen wird die Dauer der Wehenpausen vorübergehend verlängert.

Dagegen ist die Dauer der Wehen während der früheren Stadien der Geburt kleiner und erreicht während des letzten Stadiums ihr Maximum.

Während der Wehenpausen ist der intrauterine Druck, über welchen wir Beobachtungen von Schatz, Polallion, Westermark u. a. besitzen, bei einer und derselben Gebärenden unverändert, so lange das Volumen des Uterusinhaltes sich nicht verändert. Seiner Grösse nach variiert er in verschiedenen Fällen ziemlich beträchtlich (zwischen 20 und 72 mm Hg). Beim Sprung der Eihäute findet eine Volumenabnahme des Uterusinhaltes statt, wodurch eine Abnahme des Druckes bei der nächstfolgenden Wehenpause bedingt wird. Nach dieser Druckabnahme tendiert der Druck, während der folgenden Wehenpausen auf seinen früheren Wert anzusteigen. Jedoch wird dieser Wert nur selten erreicht, teils weil Fruchtwasser in kleinerer oder grösserer Menge während der nach dem Sprung der Eihäute stattfindenden Wehen abgeht, teils weil das Kind tiefer in das Becken hinabdringt und also das Volumen des Uterininhaltes bei jeder Wehe abnimmt.

Während der Wehen steigt die intrauterine Druckkurve zuerst langsam, dann ziemlich schnell und endlich wieder langsam zum Maximum hinauf.

Während durchschnittlich 8 Sekunden bleibt sie auf diesem Maximum und sinkt darnach zuerst langsam, dann während 5—25 Sekunden schneller und zuletzt äusserst langsam herab (vgl. Fig. 193).

Der während der Wehen erreichte maximale Druck steigt unabhängig von der Beteiligung der Bauchpresse im Verlauf der Geburt und erreicht am Ende derselben sein Maximum. Das Druckmaximum betrug unter 587 von Westermark ausgeführten Bestimmungen im Minimum 20, im Maximum 220 und im Mittel 109 mm Hg.

Durch Beteiligung der Bauchpresse können indes viel beträchtlichere Druckwerte erhalten werden. Besonders ist dies während der letzten Austreibungswehe der Fall, wo Druckwerte bis zu 400 mm Hg beobachtet worden sind (Fig. 194).

Was den Mechanismus der Geburt sonst betrifft, vgl. die geburtshülflichen Lehrbücher.



Figur 194. Die letzte Wehe. Nach Westermark. Die hohen Erhebungen der Kurve stellen die Wirkung der Bauchpresse dar. Von links nach rechts zu lesen.

Kurze Zeit nach der Geburt des Kindes löst sich die Placenta und wird mit den Eihäuten aus dem Uterus herausgetrieben. Die anfangs starke Blutung wird durch kräftige Kontraktion der Gebärmuttermuskulatur gestillt. Dann geht die Gebärmutter allmählich zu ihrer früheren Grösse zurück, die Schleimhaut wird regeneriert, die Muskelfasern nehmen an Länge und Breite ab; damit ist während etwa zwei Wochen ein schleimiger, anfangs bluthaltiger Ausfluss (Lochien) verbunden. Nach etwa zwei Monaten ist die Regeneration vollendet. Die erste Menstruation tritt indes viel später, etwa nach zehn Monaten ein, in der Regel erst, wenn die Milchsekretion aufgehört hat (vgl. § 3).

d. Die Innervation der weiblichen Geschlechtsorgane.

Die experimentell physiologischen Angaben über die Innervation des Uterus gehen sehr auseinander. Während einige Autoren angeben, dass die Ringmuskelfasern von den NN. erigentes und die Längsmuskeln von den Hypogastrici innerviert werden, sind andere zu dem Schlusse gelangt, dass (beim Kaninchen und bei der Katze) nur die Lumbalnerven motorische Fasern nach dem Uterus führen und dass diese sowohl die Längs- als die Ring-

muskulatur versorgen. Die Wirkung der einseitigen Reizung erstreckt sich hauptsächlich auf die Muskeln der gleichen Seite.

Beim Menschen beschreibt NAGEL die Uterinnerven in folgender Weise. Die Nerven des Uterus stammen teils aus dem Plexus hypogastricus, teils aus den Sakralnerven. Ersterer nimmt Fäden aus dem III. Sakralnerven auf und sendet einen Zweig zum Ureter. Sodann begiebt er sich zu dem Cervikalganglion (Plexus utero-vaginalis), welches in der Nähe des seitlichen Scheidengewölbes liegt.

Ausser diesem, welches Zweige aus dem IV. Sakralnerven aufnimmt und auch mit dem N. haemorrhoidalis in Verbindung steht, finden sich noch in der Umgebung des Ureters zwei andere Ganglien (Plexus vesicalis); die drei Ganglien stehen mit einander in Verbindung und schicken Zweige zum Uterus, zur Vagina u. s. w. Der grösste Teil der Gebärmutternerven stammt aus diesen Ganglien; ein kleiner Teil der Uterusnerven geht indes direkt vom Plexus hypogastricus ab.

Die Nerven des Eierstockes stammen aus dem Plexus renalis und aus dem unteren Abschnitt des Plexus aorticus abdominalis.

Das die Vagina umgebende Nervengeflecht stammt aus den Cervikal- und Vesikalganglien, es nimmt aber auch Fäden aus dem III. und IV. Sakralnerven auf.

Durch Reizung verschiedener Teile des centralen Nervensystems (Lendenmark, Kopfmark, vordere Hälfte des Sehhügels, Grosshirnrinde, etwa der motorischen Zone entsprechend) hat man Bewegungen der Gebärmutter hervorrufen können. Indes kontrahiert sich auch der vom Körper ausgeschnittene Uterus spontan in einem gewissen Rhythmus, und der Geburtsakt kann in vollkommen normaler Weise sogar in dem Falle stattfinden, wenn sämtliche Uterinnerven zerstört sind (REIN) oder der ganze untere Abschnitt des Rückenmarkes exstirpiert ist (GOLTZ und EWALD, vgl. II, S. 290). Das centrale Nervensystem spielt also für die Bewegungen der Gebärmutter nur eine verhältnismässig untergeordnete Rolle.

Nach KEILMANN und KNÜPFFER soll die Geburt eintreten, sobald die Cervix bis zu dem Cervixganglion entfaltet ist, wodurch ein Druck auf dasselbe ausgeübt wird. Jedoch giebt REIN an, dass (beim Hunde) auch nach Exstirpation dieses Ganglions der Partus erfolgt.

§ 3. Die Milchsekretion.

Das neugeborene Kind ist noch lange nicht so weit entwickelt, dass es selbst seine Nahrung aufsuchen und aufnehmen könnte. Auch seine Verdauungsorgane vermögen es nicht, die gewöhnliche gemischte Kost zu bewältigen, und die Mutter muss daher noch monatelang in ihrem Körper die Nahrung des Kindes bereiten. Dies geschieht durch die Thätigkeit der Milchdrüsen, welche die Milch bilden und absondern.

a. Die Milch.

Die Milch stellt die natürliche Nahrung des Kindes dar und enthält also in richtigem gegenseitigem Verhältnis alle die Nahrungsstoffe, welche der kindliche Körper für seinen Unterhalt und seine Entwickelung nötig hat. In der Milch finden sich also Eiweisstoffe, Fett, Kohlehydrate und mineralische Substanzen.

Die Milch ist hauptsächlich wegen der zahlreichen in ihr suspendierten Fettkügelchen undurchsichtig, hat eine amphotere Reaktion und koaguliert nicht beim Kochen, sondern es bildet sich nur auf ihrer Oberfläche ein aus koaguliertem Kasein und Kalksalzen bestehendes Häutchen. Unter der Einwirkung von gewissen Mikroorganismen wird sie durch Verwandlung des Milchzuckers in Milchsäure sauer; wenn diese in genügender Menge gebildet ist, so gerinnt die Milch bei Zimmertemperatur spontan zu einer festen Masse.

Unter den Eiweissstoffen der Milch finden wir in geringer Menge das Laktoglobulin, welches mit dem Serumglobulin wahrscheinlich identisch ist, das Laktalbumin, welches sich durch gewisse Eigenschaften vom Serumalbumin unterscheidet, sowie vor allem das Kasein, welches die wichtigste Eiweisssubstanz der Milch darstellt. Die Kuhmilch enthält im Mittel etwa 3 Procent Kasein und 0.5 Procent andere Eiweissstoffe.

Das Kasein der Kuhmilch ist ein Nukleoalbumin (vgl. I, S. 66), welches sich vor allem dadurch charakterisiert, dass es durch die Einwirkung des Labenzyms gerinnt (darüber vgl. I, S. 227). In trockenem Zustande bildet es ein feines weisses Pulver. Es ist in Wasser und Lösungen der gewöhnlichen Neutralsalze sehr schwer löslich, leichtlöslich aber in Wasser mit Zusatz einer sehr geringen Menge Alkali, sowie bei Anwesenheit von Calciumkarbonat, aus welchem das Kasein die Kohlensäure austreibt und also als eine Säure wirkt. Seine Lösungen gerinnen nicht beim Kochen und werden von Magnesiumsulphat, Metallsalzen, Mineralsäuren in Überschuss u. s. w. gefällt.

Das Kasein der Frauenmilch unterscheidet sich von dem der Kuhmilch vor allem dadurch, dass es nicht wie dieses in derben, zusammenhängenden Massen gerinnt, sondern bei seiner Gerinnung einen sehr lockeren und feinflockigen Niederschlag bildet — was in Bezug auf die Verdauung im Magen des Säuglings, wie leicht erklärlich, von sehr grosser Bedeutung ist. Übrigens gerinnt es nicht regelmässig durch Labenzym. Nach Szontagh und Wroblewsky bildet sich bei der Pepsindigestion des Frauenkaseins kein Pseudonuklein: das Frauenkasein wäre demnach kein Nukleoalbumin.

Das Fett der Milch kommt in Form von kleinen Kügelchen vor. Lange Zeit glaubte man, dass diese von einer Eiweissmembran (Haptogenmembran) umgeben wären; nach neueren Ermittelungen scheint dies indessen nicht der Fall zu sein, sondern die Kügelchen werden durch molekulare Attraktion mit einer Schicht von Kasein- oder Eiweisslösung umgeben, welche das Zusammenfliessen des Fettes verhindert.

In verschiedenen Milchproben variiert die Fettmenge ziemlich viel, und in einer und derselben Probe findet man Kügelchen von sehr verschiedener Grösse. In frischer Kuhmilch schwankt nach Bohr ihr Durchmesser zwischen 0.0063 und 0.00014 mm und ihre Volumina variieren zwischen 0.0000000374 und 0.000000000989 kmm. In zwanzig von Bohr ausgeführten Zählungen betrug die Zahl aller grösseren und kleineren Kügelchen 2700000 bis 11400000 pro 1 kmm.

In der Frauenmilch sind die Fettkügelchen grösser, ihre Zahl aber geringer als in der Kuhmilch.

Das Milchfett (Butter) besteht zum grössten Teil aus Palmitin, Olein und Stearin. Ausserdem finden sich dort als Triglyceride Myristinsäure, kleine Mengen von Butter- und Kapronsäure u. s. w. Der Schmelzpunkt des Fettes in der Frauenmilch ist 34°, der Erstarrungspunkt 20° C, und das specifische Gewicht etwa 0.966.

Das wichtigste Kohlehydrat der Milch ist der Milchzucker (vgl. I, S. 70).

Betreffend die mineralischen Bestandteile der Milch hat Bunge bei Hunden die sehr bemerkenswerte Beobachtung gemacht, dass sie dort in

derselben relativen Menge wie in der Asche des neugeborenen Tieres vorkommen, während die procentische Zusammensetzung der Asche des Blutes und des Blutserums eine ganz andere ist (vgl. folgende Tabelle).

100 Teile Asche enthalten	Saugender Hund	Hundemilch	Hundeblut	Hundeblutserum
K_2O	8.5	10.7	3.1	2.4
Na_2O	8.2	6.1	45.6	52.1
CaO	35.8	34.4	0.9	2.1
MgO	1.6	1.5	0.4	0.5
Fe_2O_3	0.34	0.14	9.4	0.12
P_2O_5	39.8	37.5	13.2	5.9
Cl	7.3	12.4	35.6	47.6

Die Milch enthält ausserdem in geringer Menge verschiedene Zersetzungsprodukte (Harnstoff, Kreatin, Kreatinin), Lecithin, Cholesterin u. s. w. Auch werden verschiedene in den Körper hineingekommene fremde Substanzen in der Milch in geringen Mengen ausgeschieden.

Die mittlere Zusammensetzung der Kuhmilch ist nach einer sehr grossen Anzahl von Analysen: 87.2 Proc. Wasser, 12.8 Proc. feste Substanz, 3.0 Proc. Kasein, 0.5 Proc. Albumin, 3.7 Proc. Fett, 4.9 Proc. Zucker und 0.7 Proc. mineralische Bestandteile.

Die Frauenmilch enthält etwa 87—89 Proc. Wasser, 10.8—12.4 Proc. feste Substanz, 1.6—2.5 Proc. Eiweisssubstanz, 2.6—4.3 Proc. Fett, 5.3—6.1 Proc. Zucker und 0.2—0.4 Proc. mineralische Bestandteile.

Im allgemeinen ist die Frauenmilch an Eiweiss und mineralischen Bestandteilen ärmer, und an Zucker und Lecithin reicher als die Kuhmilch. Im Verlauf der Laktation nimmt die Eiweissmenge allmählich ab.

Die mineralischen Bestandteile in der Frauenmilch betragen nach Bunge pro 1000 Teile: K_2O 0.703, Na_2O 0.257, CaO 0.343, MgO 0.065, Fe_2O_3 0.006, P_2O_5 0.469, Cl 0.445.

Die Menge der aus den beiden Brüsten einer stillenden Frau abgesonderten Milch kann auf etwa 1300 g geschätzt werden, zeigt aber sehr grosse Variationen.

Einige Zeit vor der Entbindung und während der ersten Tage nach derselben secerniert die Milchsäure eine Flüssigkeit, Colostrum, welche eine wesentlich andere Zusammensetzung als die Milch hat und teils durch die grosse Menge kernhaltiger, granulierter Zellen (Colostrumkörperchen) mit zahlreichen Fettkörnchen, teils durch den grossen Gehalt an beim Sieden koagulablem Eiweiss gekennzeichnet wird. Letzteres beträgt im Colostrum der Kuh im Mittel etwa 14 Proc., im Colostrum der Frau 9 Tage vor der Entbindung etwa 8 Proc. und nimmt ebenso wie die Colostrumkörperchen nach der Entbindung schnell ab.

b. Die Sekretion der Milch.

Die Milch wird in den Milchdrüsen abgesondert. Diese bestehen aus je 15—20 Lappen, deren Ausführungsgänge gesondert für sich in die Brustwarze münden. Sie sind schon bei der Geburt sowohl bei Knaben als bei Mädchen in allen ihren Hauptbestandteilen fertig ausgebildet und secerniren sogar etwa von Ende der 2. bis zu der 6. bis 8. Lebenswoche eine milch-

ähnliche Flüssigkeit, die Hexenmilch. Bei männlichen Individuen entwickeln sich die Milchdrüsen in der Regel nur wenig und geben kein Sekret ab. Bei weiblichen Individuen nehmen sie dagegen beim Eintritt der Geschlechtsreife an Umfang beträchtlich zu. Die bedeutendste Zunahme erfolgt indessen nur im Zusammenhang mit der Gravidität. Während der letzten Wochen derselben wird von ihnen das Colostrum (vgl. II, S. 410) abgegeben, und nach stattgefundener Entbindung treten die Drüsen in eine sehr rege Thätigkeit, welche, wenn das Kind an der Brust gestillt wird, Monate lang andauert, im entgegengesetzten Falle aber binnen einer verhältnismässig kurzen Zeit wieder aufhört. — Im klimakterischen Alter erleiden die Milchdrüsen eine Atrophie und schrumpfen bis auf eine kleine Menge von fibrösem Bindegewebe zusammen.

Die Nerven der Milchdrüse endigen um die Drüsenzellen herum als ein Netz rankenförmig verzweigter Endbäumchen. Beim Menschen stammen sie aus den IV.—VI. Interkostalnerven; bei den Tieren dagegen, deren Milchdrüsen eine viel distalere Lage als die des Menschen haben, bekommen sie ihre Nerven vom N. spermaticus ext.

Nach Durchschneidung sämtlicher Drüsennerven vermindert sich bei der Ziege die Milchabsonderung um etwa 35—40 Proc. (Mironow . Die Sekretion der Milchdrüsen kann daher auch unabhäng g vom centralen Nervensystem stattfinden, was auch aus den schon angeführten Beobachtungen von Goltz und Ewald an Tieren mit verkürztem Rückenmark hervorgeht (vgl. II, S. 290).

Im Laufe der Zeit sind sehr verschiedenartige Anschauungen über die Art und Weise der Milchsekretion ausgesprochen worden. Eine Zeit lang nahm man an, dass dabei die Drüsenzellen selbst zu Grunde gehen sollten, was nach neueren Ermittelungen entschieden unrichtig ist. Man findet allerdings in dem Stadium, wo die Drüse sich zur Sekretion vorbereitet, bei den Drüsenzellen zahlreiche Kernteilungsfiguren: wenn aber die Laktation schon angefangen hat, sollen sie wenig zahlreich sein oder ganz und gar vermisst werden. Würden nun die Drüsenzellen selbst bei der Milchsekretion zu Grunde gehen, so müssten sie ja, angesichts der grossen Menge des Sekretes, massenhaft neugebildet werden, und dann wäre dieser Mangel an Kernteilungsfiguren nicht zu erklären.

Heidenhain stellte sich vor, dass nicht die Drüsenzellen selbst, sondern nur ihr nach dem Drüsenlumen gekehrter Teil abgestossen würde. Auch dies dürfte nach neueren Ermittlungen nur mit einer gewissen Beschränkung richtig sein. Nach Steinhaus wachsen die Drüsenzellen speziell in ihrem Vorderteile heran und füllen sich mit fuchsinophilen Granulationen an. Diese Granulationen sind anfangs kugelig, werden dann ovoïd, stäbchenförmig, spirillen- und zuletzt spirochaetenartig gewunden. Die Kerne der Drüsenzellen vermehren sich, so dass viele Zellen zweikernig werden, jedoch ohne sich weiter zu teilen. In den Kernen bilden sich oft Fettkugeln, welche immer mehr anwachsen, bis sie den ganzen Kern ausfüllen, ihn also zu Grunde richten. Im Protoplasma tauchen ebenfalls Fetttropfen auf, die wahrscheinlich auf die Weise entstehen, dass einzelne fuchsinophile Granulationen sich mit Fett beladen. Alle diese morphologischen Elemente — Granulationen, Fetttropfen, verfettete Kerne — lösen sich von den Zellen ab und gehen in

das Sekret über, in welchem sie weitere Veränderungen erleiden, so dass dieses die Beschaffenheit der abgesonderten Milch erlangt. Die zurückgebliebenen Zellenreste, insofern sie kernhaltig sind, regenerieren, und die Sekretion beginnt von neuem.

Da weder das Kasein, noch der Milchzucker im Blute vorkommt, ist es ersichtlich, dass diese durch die Thätigkeit der Milchdrüse selbst gebildet werden müssen.

Nach THIERFELDER entsteht der Zucker (durch die Einwirkung eines an die Drüsenzellen gebundenen Enzyms) aus einer noch nicht näher bekannten Muttersubstanz.

Betreffend das Fett ergiebt die Erfahrung, dass dasselbe zum Teil wenigstens aus dem Nahrungsfett entsteht, denn man hat beobachtet, dass die in der Drüse abgesonderte Fettmenge zunimmt, wenn die Fettzufuhr in der Kost gesteigert wird, sowie dass gefüttertes Jodschweinefett in der Milch nachgewiesen werden kann (WINTERNITZ). Da aber auf der anderen Seite auch bei sehr fettarmem Futter die Milch dennoch reichlich Fett enthält, muss das Milchfett zum grossen Teil aus Kohlehydraten und möglicherweise auch aus Eiweiss durch die Drüsenthätigkeit gebildet werden.

Von einem besonderen Interesse ist die schon oben erwähnte Thatsache, dass die mineralischen Bestandteile in der Milch in einem ganz anderen gegenseitigen Verhältnis als im Blut und Blutserum vorkommen (vgl. II, S. 410). Daraus folgt nämlich mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass der Austritt dieser Substanzen aus dem Blute unter dem Einfluss der Drüsenzellen, und nicht durch einfache Diffusion und Filtration erfolgt.

Unter den Einflüssen, welche auf die Absonderung und die Beschaffenheit der Milch einwirken, spielt die Nahrung der Mutter eine wesentliche Rolle. Bei unzureichender Nahrung wird sowohl die Menge der Milch als auch ihr Gehalt an festen Stoffen herabgesetzt, während reichliche Nahrung beide vermehrt. Reichliche Eiweisszufuhr steigert die Quantität der Milch und die Menge der in derselben abgesonderten festen Stoffe, besonders des Fettes. Über den Einfluss der Fettzufuhr haben wir schon gesprochen. — Starke Bewegungen vermindern die abgesonderte Milchmenge wegen der dadurch indirekt bewirkten Abnahme der Blutzufuhr zu der Drüse. Dagegen steigt die Milchabsonderung durch mässige Bewegung im Freien, was wahrscheinlich durch die damit verbundenen Veränderungen in der Respiration, der Cirkulation und der Verdauung bedingt ist (H. MUNK).

Zweiter Abschnitt.

Das Wachstum des menschlichen Körpers.

Man teilt das Leben des Menschen in verschiedene Perioden, welche sich mehr oder weniger deutlich voneinander unterscheiden, selbstverständlich aber nicht scharf getrennt werden können. Diese Perioden sind folgende:

1. Von der Geburt bis zum Abfall des Nabelstranges, was in der Regel etwa nach 4—5 Tagen eintritt (das neugeborene Kind).

2. Die Säuglingsperiode, bis zur ersten Dentition, etwa bis zu dem 7.—9. Monat.

3. Das spätere Kindesalter, bis zur zweiten Dentition, etwa bis zum 7. Jahre.

4. Das Knabenalter, bis zur beginnenden Pubertätsentwickelung, etwa bis zum 13.—14. Jahre.

5. Das Jünglingsalter, bis zur vollen Entwickelung des Körpers, d. h. etwa bis zum 19.—21. Jahre.

6. Das Alter der Reife, bis zur beginnenden Rückbildung (Climacterium bei der Frau), etwa bis zum 45.—50. Jahre.

7. Das spätere Mannes- und Greisenalter.

Die ersten fünf Perioden umfassen zusammen die Zeit des Wachstums und bieten daher ein besonderes Interesse dar. Die sechste Periode bezeichnet das Alter der vollen körperlichen und geistigen Leistungsfähigkeit; während der siebenten Periode treten allmählich verschiedene Störungen in dem Bau und den Verrichtungen des Körpers ein, welche zu einem grösseren oder geringeren Grade von chronischen krankhaften Einflüssen bedingt sind und daher in den Handbüchern der Pathologie näher auseinandergesetzt werden.

In Bezug auf die jetzt mitzuteilenden Angaben über die Grössenverhältnisse des Körpers bemerke ich einmal für alle, dass sie Mittelwerte darstellen und dass die individuellen Abweichungen davon sehr beträchtlich sein können. Bei jeder eingehenden Darstellung des vorliegenden Gegenstandes ist es notwendig, auch diese Variationen in genügendem Umfange zu berücksichtigen, was hier jedoch nicht möglich ist. Ich will nur an einem konkreten Beispiel versuchen, eine der hierbei zu befolgenden Methoden klarzulegen.

Quetelet und Altherr stellten Beobachtungen über das Körpergewicht des Neugeborenen an und erhielten als Mittelwert dafür ohne Rücksicht auf das Geschlecht etwa 3100 g. Die Extreme waren aber sehr beträchtlich, denn es kamen unter den untersuchten Kindern solche von weniger als 1.5 kg und von mehr als 4.5 kg Körpergewicht vor. Um eine Übersicht über die Variationen zu erhalten und also die Bedeutung des Mittelwertes richtiger beurteilen zu können, teilt man das gesamte Material in Gruppen ein, je nachdem das Körpergewicht 1.0—1.5, 1.5—2.0 kg u. s. w. gewesen ist und berechnet die Verteilung der einzelnen Fälle auf die verschiedenen Gruppen in Procent sämtlicher Fälle. Man bekommt dann folgende Tabelle, deren Resultate durch eine graphische Darstellung noch deutlicher werden (vgl. auch Fig. 195).

Körpergewicht des Neugeborenen; kg	Zahl der Fälle	Procent der Fälle
1.0—1.5	2	0.33
1.5—2.0	8	1.34
2.0—2.5	54	9.01
2.5—3.0	180	30.05
3.0—3.5	251	41.90
3.5—4.0	88	14.69
4.0—4.5	15	2.51
4.5—5.0	1	0.17

Das Körpergewicht des ausgetragenen neugeborenen Kindes beträgt im Mittel etwa 3000—3500 g. Knaben sind im allgemeinen etwa 80 bis 150 g schwerer als Mädchen. Als Extreme werden für das ausgetragene Kind 2400—5500 g angegeben.

Die Länge des Neugeborenen beträgt in der Regel etwa 50—51 cm. Knaben scheinen im Durchschnitt etwa 1 cm länger als Mädchen zu sein.

Das Körpergewicht des Neugeborenen steigt mit der Anzahl der Schwangerschaften sowie mit dem Alter der Mutter bis zu ihrem 40. Lebensjahre, wie aus folgender Zusammenstellung von Ingerslew hervorgeht.

Anzahl der Schwangerschaften	Körpergewicht des Neugeborenen; g	Alter der Mutter; Jahre	Körpergewicht des Neugeborenen; g
1	3254	15—19	3241
2	3391	20—24	3299
3	3400	25—29	3342
4	3424	30—34	3375
5	3500	35—39	3428
		40—44	3326

Auch die Körperbeschaffenheit der Mutter übt auf die Grösse des Kindes einen nicht unwesentlichen Einfluss aus. Je grösser die Körperlänge, je besser der Ernährungszustand der Mutter ist, um so schwerer und länger ist im allgemeinen auch das Kind.

Während der ersten zwei Tage nach der Geburt nimmt das Körpergewicht des Neugeborenen um etwa 100 bis 200 g ab, fängt am 3. Tage wieder an zu steigen und erreicht etwa am 5. bis 7. Tage seine ursprüngliche Grösse.

Von nun an nimmt das Körpergewicht des Säuglings rasch zu, so dass es schon in der 24. Lebenswoche verdoppelt ist und am Ende des ersten Lebensjahres $2^3/_4$ mal so viel als bei der Geburt beträgt. Die durchschnittliche monatliche Gewichtszunahme ist nach Albrecht bezw. 900, 870, 870, 720, 600, 540, 420, 330, 330, 270, 240 und 210 g, also während des ersten Lebensjahres im ganzen etwa 6300 g. Am Ende desselben beträgt das Körpergewicht des Kindes etwa 9500 g.

Die Körperlänge erreicht während der ersten 5 Monate etwa 68 cm und während des ganzen ersten Lebensjahres etwa 77 cm; der Zuwachs erfolgt also zuerst schnell, dann immer langsamer.

Unter den Einflüssen, von welchen das Wachstum des Kindes im ersten Lebensjahr abhängig ist, steht die Nahrung obenan. So viel es sich aus den vorliegenden Erfahrungen beurteilen lässt, gedeiht das Kind besser und sein Gewicht nimmt stärker zu, wenn es während der Säuglingsperiode ausschliesslich an der Brust gesäugt wird, was ohne Zweifel damit zusammenhängt, dass kein künstliches Nahrungsmittel den noch sehr schwachen Verdauungswerkzeugen so wenig zumutet als die Frauenmilch.

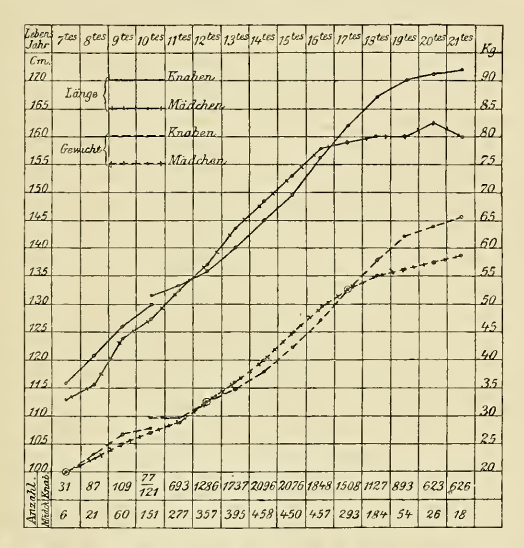
Die Veränderungen der Körperlänge während des späteren Kindesalters sind aus folgender Tabelle von Daffner ersichtlich.

Lebensjahr	Knaben	Mädchen
2	74.2	77.2
3	85.3	83.5
4	91.9	90.0
5	96.6	96.1
6	103.2	100.6
7	106.5	104.9

Schon im 3. Lebensjahr hat das Kind die Hälfte der Körperlänge des Erwachsenen erreicht.

Während dieser Periode nimmt das Körpergewicht bei Knaben bis zu etwa 18—21 kg, bei Mädchen bis zu etwa 17—20 kg im Durchschnitt zu.

Es ist, wie selbstverständlich, mit mehreren Schwierigkeiten verbunden, ein umfangreicheres Beobachtungsmaterial über das Wachstum des Kindes während der ersten sechs Lebensjahre zu sammeln. Vom siebenten Lebensjahre an verhält es sich ganz anders, denn zu dieser Zeit beginnt der Schulgang, und es begegnet nun keinen grösseren Schwierigkeiten, an den Schulkindern bis zum Alter von 17 bis 19 Jahren ein genügend grosses Material zu erhalten. Auch erstreckt sich die Gesamtzahl dar von Bowditch (Berlin), Key (Schweden), Kotelmann (Hamburg), Pagliani (Turin), Roberts (England), Porter (St. Louis) und der dänischen Schulkommission mitgeteilten Beobachtungen über die Körperlänge und das Körpergewicht des Menschen in diesem Alter auf über 125000 Individuen.



Figur 195. Länge und Gewicht bei Knaben und Mädchen in verschiedenem Alter. Nach Key.

Es ist indes nicht berechtigt, aus diesem gewaltigen Material Mittelwerte zu berechnen, denn wenn es gilt, Einzelheiten betreffend den Entwickelungsgang der Kinder zu studieren, müssen die hierzu zu verwendenden Beobachtungen so viel wie möglich gleichartig sein — was bei einem aus verschiedenen Ländern gewonnenen Material nicht der Fall sein kann.

Aus diesem Grunde werde ich bei der jetzt folgenden Darstellung wesentlich nur die in Schweden gewonnenen und von Key zusammengestellten Beobachtungen berücksichtigen, bemerke aber, dass die daraus zu ziehenden Schlussfolgerungen durch die in anderen Ländern gemachten Massenuntersuchungen vollständig bestätigt werden. Nur finden sich in verschiedenen Ländern gewisse zeitliche Verschiebungen vor.

Die Figur 195 stellt nach Key die mittlere Länge und das mittlere Gewicht von männlichen und weiblichen Individuen zwischen dem 7. und 21.

Lebensjahre in den höheren Schulen Schwedens dar. Bis zum einschliesslich 11. Lebensjahre sind die Knaben sowohl länger als auch schwerer wie die Mädchen. Vom 12. Lebensjahre an ändert sich das Verhältnis sehr: die Mädchen bleiben den Knaben bis zum 16. Lebensjahre sowohl an Länge als an Gewicht überlegen. Mit dem 17. Lebensjahre ändert sich das Verhältnis wieder, und die beiden Entwickelungskurven der Knaben erheben sich nun über die der Mädchen, um in den nachher folgenden Jahren mehr und mehr emporzugehen. Unterdessen verbleiben die der Mädchen fast in derselben Höhe.

Der jährliche Zuwachs an Länge und Gewicht ist bei Knaben für das 7. und 8. Jahr ziemlich gross (5 bezw. 5 cm, und 2.3 bezw. 3.4 kg), vom 9. bis 13. Jahre dagegen nur gering (Länge: bezw. 4, **2**, **3**, 4, 4; Gewicht bezw. 1.7, **1.0**, **1.9**, 2.3, 3.1 kg). Während der letzteren Periode verläuft also die Entwickelung der Knaben verhältnismässig am allerschwächsten. Mit dem 14. Lebensjahr tritt die Pubertätsperiode ein mit einer bedeutend schnelleren Zunahme der Knaben, deren Körperlänge bis zum 17. Jahre jährlich um bezw. 5, 7, 6, 5 cm, und Körpergewicht um bezw. 4.7, 4.5, 5.5, 5.3 kg zunimmt. Der stärkste Längenzuwachs findet früher (im 15. und 16. Jahre) als die stärkste Gewichtszunahme (in dem 16. und 17. Jahre) statt. Mit Rücksicht auf die grosse Bedeutung der Gewichtszunahme für die körperliche Entwickelung dürfen also das 16. und das 17. Jahr als die allerkräftigsten Entwickelungsjahre der Knaben betrachtet werden.

Nach dem 17. Jahre ist die jährliche Zunahme an Länge und an Gewicht wieder geringer, dauert aber bis zum 21. Jahre fort, so dass der Jüngling erst mit diesem Jahre etwa seine volle körperliche Entwickelung erreicht hat. Die Körperlänge ist dann im Mittel 172 cm und das Körpergewicht 65.2 kg. Jedoch setzt sich das Wachstum des männlichen Individuums, wenn auch nur schwach, noch mehrere Jahre weiter fort.

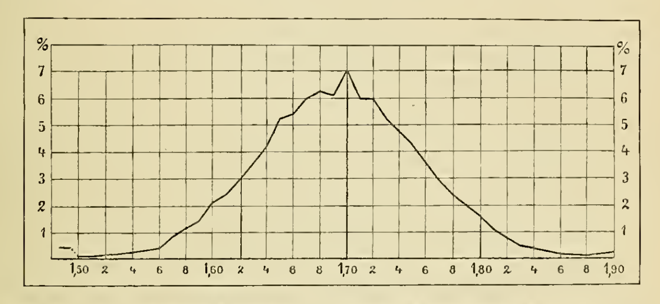
Die körperliche Entwickelung der Mädchen gestaltet sich in einer ganz anderen Weise. Die schwächere Entwickelungsperiode, welche für die Knaben so scharf markiert ist, finden wir für die Mädchen, soweit es die Längenzunahme betrifft, nur im 9. Lebensjahre angedeutet: die jährliche Zunahme der Länge beträgt nämlich bei den Mädchen vom 8. bis 17. Jahre bezw. 7, **4**, 5, 5, 6, 5, 5, 4, 2, 1 cm. Die Zunahme des Körpergewichtes ist während derselben Jahre bei den Mädchen bezw. 3.4, **1.9**, **2.5**, **2.5**, 4.0, 3.7, 5.2, 4.1, 2.7, 3.0. Es findet sich also und zwar vom 9. bis 12. Jahre auch bei der Entwickelung der Mädchen eine Periode, in welcher das Körpergewicht nur verhältnismässig wenig zunimmt. Die eigentliche Pubertätsperiode, welche durch einen kräftigeren Zuwachs der Körpergrösse charakterisiert ist, beginnt bei ihnen etwa im 12. Lebensjahre und dauert bis zum 15. Jahre (inkl.).

Bei den Mädchen geht der Längenzuwachs noch bis etwa zum 17. Jahre fort, die Zunahme an Gewicht kann aber bis zum 20. Jahre nachgewiesen werden.

Hieraus wie aus zahlreichen anderen Ermittelungen folgt also, dass die körperliche Entwickelung bei Mädchen entschieden rascher als bei Knaben verläuft und auch rascher abgeschlossen wird.

Hand in Hand mit der stärkeren Entwickelung an Länge und Gewicht während des Pubertätsalters findet man auch eine entsprechende kräftigere Zunahme des Brustumfanges, einer verhältnismässig schwachen gegenüber, welche während der Jahre vor der Pubertät bemerkbar ist. (Die mittlere Zunahme des Brustumfanges bei der stärksten Inspiration ist bei Knaben im 10. und 17. Lebensjahre bezw. 1.68, 1.97, 1.82, 0.99, 3.78, 3.47, 4.02, 2.44 cm. Kotelmann.)

Während der Periode der schwachen Entwickelung, welche der Pubertätsperiode zunächst vorangeht, ist nach den Ermittelungen Key's die Widerstandskraft des Körpers gegen schädliche Einflüsse verhältnismässig schwach. Im Verlauf der Pubertätsperiode hingegen, wo das jugendliche Leben in seiner ganzen schwellenden Kraft zur Geltung kommt, steigt die Widerstandsfähigkeit von Jahr zu Jahr, in den Schulen sinkt das Krankenprocent und erreicht mit dem letzten Jahre dieser Periode sein Minimum.



Figur 196. Die Variationen der Körperlänge bei schwedischen Wehrpflichtigen. Nach Hultkrantz.

Die ökonomischen Verhältnisse, in welchen die Kinder leben, üben auf deren Wachstum einen sehr bedeutenden Einfluss aus. Die Kinder aus den ärmeren Klassen stehen ihren Altersgenossen aus den wohlhabenderen Kreisen an Länge und Gewicht nach. Die schwache Entwickelungsperiode vor der Pubertätsperiode ist für die ärmeren Kinder verlängert. Sobald aber die Pubertätsperiode anfängt, geht sie um so schneller vor sich und scheint trotz der Verspätung mit demselben Jahre, wie bei den wohlhabenderen Kindern, vollendet zu sein. Die ganze Pubertätsperiode wird also für die ärmeren Kinder kürzer, zeichnet sich aber zugleich durch stärkere Zunahme während der letzten Jahre der Periode aus (Key).

Durch sehr ausgedehnte Untersuchungen hat endlich vor allem Malling-Hansen in Dänemark gezeigt, einen wie grossen Einfluss die Jahreszeiten auf die körperliche Entwickelung des Kindes ausüben. Von Ende November und Anfang December bis Ende März oder Mitte April stehen die Kinder nur in schwachem Wachstum, und zwar so, dass die Längenzunahme, auch wenn sie schwach ist, überwiegt. Nach dieser Periode schwachen Wachstums folgt eine Periode, während welcher die Kinder sehr stark an Länge zunehmen, die Gewichtszunahme aber auf ein Minimum reduciert wird; ja, die Kinder verlieren sogar während dieser Periode der grössten Längenzunahme konstant an Gewicht, fast ebensoviel, als sie in der vorigen Periode gewonnen haben. Diese Periode dauert von März-April bis Juli-August. Darauf folgt dann eine dritte Periode, welche bis November-December fortgeht. Die Längenzunahme ist jetzt sehr schwach, die Gewichtszunahme dagegen steigt im Anfang der Periode

schnell und sehr stark. Wir finden also auch hier die früher besprochene Eigentümlichkeit, dass der Körper zuerst an Länge und später an Gewicht zunimmt.

Das Gewicht des erwachsenen Körpers zeigt sehr grosse Variationen, kann aber für Männer auf etwa 65—70, für Frauen auf etwa 56 bis 60 kg geschätzt werden. Bei einem reiferen Alter wird indes infolge von Fettablagerung das Körpergewicht bei beiden Geschlechtern in der Regel grösser.

Die Körperlänge ist bei verschiedenen Völkern ziemlich verschieden, wie aus folgender Tabelle hervorgeht, in welcher einige Angaben über die Körperlänge der (etwa 20—21 Jahre alten) Wehrpflichtigen zusammengestellt sind.

Lappländer	1.50	Engländer und Irländer	1.69
Ungarn	1.633	Schleswiger	1.692
Bayern	1.638	Dänen	1.692
Russen	1.642	Schweden	1.695
Franzosen	1.649	Norweger	1.696—1.698
Italiener (versch. Provinzen)	1.56—1.665	Schotten	1.708
Finnländer (versch. Provinzen)	1.659—1.699	Vereinigte Staaten Nordamerikas	1.733

Die Variationen innerhalb eines und desselben Volkes sind sehr beträchtlich. Als Beispiel davon möge die Figur 196 dienen. Sie stellt nach Hultkrantz die Körperlänge der Schweden nach Beobachtungen an 232367 Wehrpflichtigen aus den Jahren 1887—1894 dar; in derselben bezeichnen die Ordinaten die Procentzahl der Individuen, welche die an der Abscisse angegebene Körperlänge hatten.

Über die Körperlänge der Frauen besitzen wir keine entsprechenden Massenuntersuchungen. Nach den bisher vorliegenden Erfahrungen lässt sich jedoch sagen, dass diese im Durchschnitt etwa 12 cm geringer ist als die des erwachsenen Mannes.

Litteratur. Daffner, Das Wachstum des Menschen. Leipzig 1897. — Key, Verhandlungen des X. internationalen medicinischen Congresses, Bd. I. Berlin 1890. — Vierordt, Die Physiologie des Kindesalters; in Gerhardt's Handbuch d. Kinderkrankheiten I. Tübingen 1881.

Anmerkung. Obgleich die Entwickelungsgeschichte ihrer Aufgabe nach in die Physiologie gehört, so sind doch die entwickelungsgeschichtlichen Methoden grösstenteils rein morphologisch. Aus diesem Grunde und weil eine ganz kurze Darstellung der Embryologie von keinem eigentlichen Nutzen sein würde, habe ich es angemessen gefunden, auf eine solche Darstellung hier ganz zu verzichten.

Sachregister.

Abbau der Nahrungsstoffe I. 353.
Abbildung durch eine sphärische Fläche II. 168; — durch das Auge II. 186.
Abdominalatmung I. 296.
Abducens II. 201. 391.
Aberration, s. Abweichung.
Abfallstoffe, s. Zersetzungsprodukte.
Abgabe der Zersetzungsprodukte I. 38.
Abkühlung, Einwirkung auf die Elementarorganismen I. 31; — Einwirkung auf die Körpertemperatur I. 386.
Absolute Kraft des Muskels II. 32.
Absonderung I. 233; — der Magenschleimhaut I. 242; — des Pankreas I. 250; — des Schweisses I. 380; — der Speicheldrüsen I. 235; — paralytische I. 236; — der Thränen II. 265; — der Verdauungssäfte I. 233; vgl. Sekretion, innere.
Absonderungsnerven, s. die verschiedenen Drüsen.
Absorption von Gasen I. 318.
Absorptionskoëfficient I. 318.
Absorptionsspektra I. 133.
Abweichung, chromatische II. 165; — im Auge II. 198; — sphärische II. 166; — im Auge II. 194.
Accelerantes cordis I. 167.
Accessorius II. 392.
Acetessigsäure I. 354. 369.
Aceton I. 354. 369.
Achromasie des Auges II. 198.
Achroodextrin I. 222.
Acidalbuminat I. 65.
Acrylsäure I. 357.
Acusticus II. 104. 127. 392.
Adaptation II. 330.
Adelomorphe Zellen I. 246.
Adenin I. 66.
Aderfigur II. 183.
Aderhaut I. 200.
Aderlass, s. Blutentziehung.
Äquimolekuläre Lösungen I. 52.
Aërometer I. 325.
Aëroplethysmograph I. 293.
Ätherschwefelsäuren I. 358. 367.
Äthylenimin, s. Spermin.
Äusserer Kniehöcker II. 323, 325.
After, s. Anus.
Akkommodation II. 187. 203; — Bedeutung für Tiefenwahrnehmungen II. 261; — Breite II. 200; — Innervation II. 210; — Mechanismus II. 205; — Muskel II. 208; — relative Akkommodationsbreite II. 211; — Veränderung der Lichtbrechung II. 206.
Aktionsstrom I. 46; II. 24; — der Drüsen I. 234; — der Haut I. 47; — des Herzens I. 15. 160; II. 25; — der Muskeln und Nerven II. 24; — der Netzhaut II. 225; — der Nervencentren II. 297.
Aktive Bewegungen, Wahrnehmung von II. 98.
Albumin I. 65, s. auch Eiweiss.
Albumoid I. 67.
Albumosen I. 65; — Einwirkung auf das Blut I. 138.
Aleuronkörnchen I. 22.
Alexie II. 372.
Alexine I. 136.
Alkalialbuminat I. 65.
Alkalischer Geschmack II. 118.
Alkohol, Bildung im Darm I. 280; — Nahrungswert I. 97.
Allantoin I. 357. 367.
Alloxan I. 357.
Alloxurbasen I. 66.
Alt II. 158.
Altersperioden des Menschen II. 413.
Altersschwäche I. 61.
Alveolarluft I. 324.
Amakrine Zellen II. 182.
Ambos II. 138.
Amidosäuren I. 354.

Ammoniak I. 75; — Bildung im Körper I. 356; — in den gasförmigen Ausscheidungen I. 75; — im Harn I. 366.
Ammoniumisocyanat I. 366.
Ammoniumkarbamat I. 355.
Ammoniumkarbonat I. 356.
Amnestische Aphasie II. 372.
Amöben I. 35.
Amöboide Bewegungen I. 40.
Amphioxus II. 326.
Amphoalbumose I. 226.
Amphopepton I. 226.
Ampulle im Ohr II. 106.
Amusie II. 376.
Amylum I. 71.
Anaërobe Bakterien I. 28.
Anästhesie II. 303.
Anagyrin II. 290.
Analgesie II. 304.
Anatomie, vergleichende I. 3.
Angularwindung II. 372.
Anorganische Bestandteile im Blute I. 135; — im Harn I. 368; — in der Milch II. 409.
Anorganische Nahrungsstoffe I. 97.
Ansatz von Eiweiss I. 99; — von Fett I. 102; — von Kohlehydraten I. 104; — im jugendlichen Körper I. 123.
Ansaugung in der Brusthöhle II. 264; — Einwirkung auf die Venen I. 202.
Anspannungszeit I. 150.
Antagonisten II. 47.
Antero-lateral tract II. 299.
Antialbumid I. 226.
Antialbumose I. 226.
Antipepton I. 226.
Antiseptik I. 5.
Antrum Pylori, s. Magen.
Anus I. 273. 282.
Aphasie II. 372; — musikalische II. 376.
Apnoe I. 315.
Aquaeductus im Ohr II. 140; — Sylvii II. 324.
Arbeit des Herzens I. 158; — des Muskels II. 28. 31; — im Tetanus II. 33; — Einfluss auf den Muskel I. 59; — und Wärmebildung II. 35; — Wirkung auf den Stoffwechsel I. 109; — Wirkung auf den Körper II. 44.
Arbeiter, mittlerer, Nahrungsbedarf I. 120.
Argon I. 319.
Aromatische Oxysäuren I. 367; — Verbindungen I. 363.
Arterielles Blut, Gase I. 322; — Gasspannung I. 325.
Arterien, Blutdruck I. 181; — Blutströmung I. 179. 196; — Elasticität I. 178. 179; — Festigkeit I. 180; — Geschwindigkeit I. 187; — Innervation I. 190. 192.
Arterienpuls I. 190; vgl. Puls.
Arterin I. 131.
Aschenbestandteile der Nahrung I. 97; — Aufsaugung I. 288.
Asparagin I. 96.
Asphyxie, s. Erstickung.
Assimilatorische Vorgänge I. 24. 58; — in der Netzhaut II. 224. 245.
Associationscentren II. 376.
Astasie II. 316.
Asthenie II. 316.
Astigmatismus II. 194; — und Augenspiegel II, 217.
Asymmetrische Konvergenz II. 253.
Ataxie II. 101.
Atembewegungen I. 291; — besondere Formen I. 302; — Einwirkung auf das Herz I. 156; — Einwirkung auf den Blutdruck I. 205; — konkomitierende I. 301; — Kraft I. 303; — Registrierung I. 293.
Atemkurve I. 294.
Atempause I. 315.
Atemzug, erster I. 314
Atemzüge, Zahl der I. 299.
Atmosphärische Luft I. 328.
Atmung I. 291; — künstliche I. 5; — und Muskelarbeit II. 45; — periodische I. 315; — Veränderung der Luft I. 328; — Innervation I. 305.
Atmungen, terminale I. 315.
Atmungscentrum I. 306; — normale Reizung I. 314; — im Kopfmark II. 310; — verschiedene I. 316.
Atmungsgeräusche I. 304.
Atmungsgrösse I. 299.
Atmungsnerven I. 305.
Atmungsorgane I. 291.
Atmungsreflexe I. 309.
Atonie II. 316.
Atrioventrikularklappen I. 142.
Atrophie II. 275.
Aufsaugung im Verdauungsrohre I. 283; — von Aschenbestandteilen I. 188; — von Eiweiss I. 287; — von Fett I. 286; — von Kohlehydraten I. 285; — in der Harnblase I. 378.
Auge II. 163; — Akkommodation II. 203; — Centrierung II. 193; — Einfachsehen mit zwei Augen II. 259; — Ernährung II. 264; — Farbenzerstreuung II. 198; — Fernpunkt II. 188; — intraokularer Druck II. 264; — Kardinalpunkte II. 178; — Lichtbrechung II. 164; — Menge des zur Netzhaut kommenden Lichtes II. 190; — Nahepunkt II. 203; — optische Fehler II. 189. 199; — optische Konstanten II. 175; — Primärstellung II. 249; — reduciertes II. 179; — schematisches II. 178; — Schutzeinrichtungen II. 265; — Sehen mit zwei Augen II. 257; — statische Refraktion II. 187.
Augenaxe II. 197; — Winkel mit der Gesichtslinie II. 197.
Augenbewegungen II. 248; — die thatsächlich ausgeführten II. 251; — Be-

deutung für die Projektion nach aussen II. 253; — bei Reizung des Grosshirns II. 369.
Augenbrauen II. 265.
Augengrund, Bild des II. 218.
Augenleuchten II. 211.
Augenlider II. 265.
Augenmass II. 255.
Augenmedien, Durchsichtigkeit II. 191.
Augenmuskeln II. 248; — Wirkungen II. 249; — Innervation II. 324.
Augenspiegel II. 211; — -bild II. 218.
Ausfallserscheinungen I. 7; — nach Operationen am Gehirn II. 326. 351. 359.
Ausgaben des Körpers I. 74.
Auslösung I. 50.
Ausnützung der Nahrung I. 115; — des Eiweisses I. 115; — des Fettes I. 116; — der Kohlehydrate I. 116.
Ausscheidungen I. 363; — durch die Haut I. 379; — durch die Niere I. 369.
Austreibung der Faeces I. 282; — des Harns I. 378.
Austreibungsperiode II. 406.
Austreibungszeit des Herzens I. 152.
Automatische Reizung I. 51; II. 277. 287.
Auxotonie II. 29.
Avidität I. 321.
Axencylinder II. 267.
Axencylinderfortsatz II. 267.

Bahnung II. 285.
Bakterien, anaërobe I. 28; — im Darm I. 278.
Balken II. 349.
Bass II. 158.
Bauchpresse I. 282; II. 407.
Bauchspeicheldrüse, s. Pankreas.
Bauchsympathicus, s. Sympathicus.
Befruchtung II. 399.
Begattung II. 399.
Beggiatoa I. 29.
Belastung, Einwirkung auf die Muskelarbeit II. 29.
Belegzellen I. 246.
Bell'scher Lehrsatz II. 272.
Benzoesäure I. 363.
Benzoylglykokoll I. 367.
Berührungsempfindungen II. 85.
Beschleunigende Herznerven I. 167.
Beschleunigungsempfindung II. 114.
Bewegung des Blutes I. 140; — der Chlorophyllkörper I. 39; — des Ciliarmuskels II. 208; — des Darmes I. 271; — der Elementarorganismen I. 39; — des Körpers II. 48; — der Lymphe I. 334; — des Magens I. 268; — des Ösophagus I. 263; — der Regenbogenhaut II. 200; — der Rippen I. 294; — subjektive Wahrnehmung II. 96; — des Verdauungsrohres I. 259; — des Zwerchfells I. 296.
Bewegungsempfindungen II. 96; — Reizschwelle II. 73; — Unterschiedsempfindlichkeit II. 75; — Rindenfelder II. 360.
Bewegungssinn II. 96.
Bewusstsein II. 66.
Bilanzversuch I. 79.
Bilder auf die Netzhaut II. 180.
Bildung lebendiger Substanz I. 58.
Bilirubin I. 231.
Biliverdin I. 231.
Binokuläre Akkommodationsbreite II. 204; — Blickfeld II. 252; — Sehen II. 257.
Bitterer Geschmack II. 118.
Biuretreaktion I. 64.
Blase, s. Harnblase.
Blendung der Netzhaut II. 230.
Blickfeld II. 252.
Blinddarm I. 281.
Blinde, Ortssinn II. 88.
Blinder Fleck II. 182.
Blut I. 127; — arterielles I. 322; — Erstickungs- I. 323; — Gaswechsel I. 324. 327; — im Harn I. 369; — -plasma I. 134; — -serum I. 134; — venöses I. 323; — Zusammensetzung I. 139.
Blutbewegung I. 140.
Blutdruck in den Arterien I. 181; — in den Kapillaren I. 199; — in den Venen I. 201; — Kurve I. 10; — Einwirkung auf das Herz I. 184; — Einwirkung auf die Pulsfrequenz I. 171; — Methodik I. 10. 180; — Regulation I. 216; — respiratorische Variationen I. 205.
Blutegelextrakt I. 138.
Blutentziehung I. 186.
Blutfarbstoffe, s. Hämoglobin; — im Harn I. 369.
Blutgase I. 316; — Menge I. 322; — Spannung I. 324; — Verteilung auf Blutkörperchen u. Plasma I. 323.
Blutgefässe, s. Arterien, Kapillaren, Venen.
Blutgerinnung I. 137.
Blutgeschwindigkeit I. 189. 190.
Blutkörperchen I. 128; — farblose I. 133; — rote I. 128; — Bewegung in den Kapillaren I. 199; — Bildung I. 133; — Gase in ihnen I. 319. 322. 323; Zählung I. 129.
Blutkreislauf I. 140.
Blutkrystalle I. 132.
Blutkuchen I. 127.
Blutmenge I. 128; — Einfluss auf den Blutdruck I. 185; — bei jeder Herzsystole I. 159.
Blutplättchen I. 134.
Blutplasma, s. Blut.
Blutserum, s. Blut.

Blutströmung in den Gefässen I. 174; — in den Arterien I. 179; — in den Kapillaren I. 198; — in den Venen I. 200.
Blutung, menstruale II. 404.
Blutverteilung im Körper I. 215.
Blutzufuhr nach dem rechten Herzen I. 156. 203; — Bedeutung der Atembewegungen I. 156.
Bogengänge II. 104; — Ausschaltung II. 107; — Erfahrungen am Menschen II. 114; — künstliche Reizung II. 111.
Brechcentrum I. 271; II. 310.
Brechung des Lichtes II. 164.
Brechungsvermögen II. 164; — der Augenmedien II. 176.
Brechungswinkel II. 164.
Brennlinien II. 195.
Brennpunkte II. 172.
Brennstrecke bei sphärischer Aberration II. 166; — beim Astigmatismus II. 195.
Brennweite des Auges II. 178.
Brillen II. 188; — cylindrische II. 196.
Broca's Windung II. 373.
Bronchialgeräusch I. 304.
Bronchialmuskeln I. 306; — Innervation I. 306.
Brücke II. 322.
Brunner'sche Drüsen I. 258.
Brustdrüse, s. Milchdrüse.
Brustgang I. 335; — Innervation I. 335.
Brustkasten I. 291; vgl. Atembewegungen.
Bruststimme II. 155.
Brustsympathicus, s. Sympathicus.
Burdach's Strang II. 298.
Butter II. 409.

Cachexia strumipriva I. 344.
Calcarina, Fissura II. 364.
Capsula interna, s. Innere Kapsel.
Caput gallinaginis II. 402.
Cardia I. 268; — Innervation I. 269.
Carniferrin I. 289.
Cellulose I. 71; — Gährung im Darm I. 97; — Nahrungswert I. 96.
Centralkörper I. 24.
Centrales Nervensystem und die Muskelthätigkeit II. 44. 46.
Centralgrube II. 180.
Centralorgane, nervöse II. 267.
Centralwindungen: motorische Rindenfelder II. 342. 353; — sensorische Rindenfelder II. 360; — Bedeutung für vegetative Verrichtungen II. 358.
Centren, s. die verschiedenen Organe und Nerven.
Centriertes optisches System II. 164.
Centrierung des Auges II. 193.
Centrifugale Leitungsbahnen im Rückenmark II, 269. 301.
Centrifugale Nerven I. 6; II. 270; s. die einzelnen Organe.
Centripetale Leitungsbahnen im Rückenmark II. 270. 303.
Centripetale Nerven I. 6; II. 271; s. die verschiedenen Organe.
Cerebroside I. 68.
Chemische Bestandteile des Körpers I. 63.
Chemische Methoden I. 4.
Chemische Reizung I. 52.
Chemische Veränderungen der eingeatmeten Luft I. 328; — des thätigen Muskels II. 28; — der Nahrungsstoffe bei der Verdauung I. 218; — vgl. auch die einzelnen Organe und Abbau.
Chemotropismus I. 53; II. 405.
Cheyne-Stokes' Atmung I. 315.
Chiasma nervorum opticorum II. 367.
Chlornatrium, s. Aschenbestandteile.
Chloroform I. 5.
Chlorophyll I. 25.
Chlorophyllkörper, I. 22; — Bewegungen I. 39.
Chlorwasserstoffsäure, s. Salzsäure.
Cholalsäure I. 230.
Choleinsäure I. 231.
Cholesterin I. 69; II. 5.
Chondroitin I. 67.
Chondroitinschwefelsäure I. 67. 368.
Chondromukoid I. 67.
Chorda tympani als Absonderungsnerv I. 236; — als gefässerweiternder Nerv I. 209.
Chorioidea, s. Aderhaut.
Chromatische Abweichung des Auges II. 198.
Chylus I. 279. 285. 335.
Chylusgefässe I. 285; — Innervation I. 335.
Chymus I. 270. 275.
Ciliarfortsätze II. 208.
Ciliarmuskel II. 207; — Innervation II. 216. 324.
Cilien I. 41; — der Augenlider II. 265.
Cirkulation, s. Kreislauf.
Cirkulationsbewegung im Protoplasma I. 40.
Cirkulierendes Eiweiss I. 107.
Cisterna chyli I. 335; — Innervation I. 335.
Clarke's Säulen II. 268. 299.
Climacterium II. 404.
Clostridium I. 26.
Cochlearis II. 127.
Coitus, s. Begattung.
Colostrum II. 410.
Cornea, s. Hornhaut.
Corpora quadrigemina, s. Vierhügel.
Corpus callosum, s. Balken.
Corpus luteum II. 403.
Corpus striatum, s. Streifenhügel.
Corti's Organ II. 143.
Cowper'sche Drüsen II. 400.

Crista acustica II. 106.
Cumulus oophorus II. 402.
Curare I. 5.
Cyansäure, s. Isocyansäure.
Cylindrische Gläser II. 195.
Vgl. auch **K.**

Darm, Aufsaugung I. 284; — Drüsen I. 256; — Verdauung I. 277.
Darmbewegung I. 271; — Innervation I. 273.
Darmfäulnis I. 289.
Darmfistel I. 256.
Darmgase I. 278.
Darmsaft I. 232; — Absonderung I. 257.
Darmverdauung I. 277.
Decidua menstrualis II. 404; — reflexa II. 405; — vera II. 405.
Defäkation I. 282.
Defibrinieren I. 128.
Degeneration II. 273.
Delomorphe Zellen I. 246.
Demarkationsstrom I. 46.
Dendriten II. 267.
Depressor I. 169. 212.
Deuteranopen II. 243.
Dextrin I. 71. 221.
Dextrose I. 70. 221. 229. 348. 360.
Diabetes mellitus I. 360; — nach Pankreasexstirpation I. 347. Vgl. Zuckerstich.
Diastatisches Enzym I. 219; — Absonderung im Harn I. 281; — im Darmsaft I. 232; — in der Galle I. 231; — im Pankreassaft I. 229; — im Speichel I. 221; — Verhalten im Magen I. 281.
Diastole I. 141; — Füllung des Herzens während I. 156.
Dichromatisches Farbensystem II. 241.
Dichte des Stromes II. 13.
Dickdarm, Absonderung I. 259; — Drüsen I. 258; — Innervation I. 273.
Differenztöne II. 147.
Diffusion I. 33; — Bedeutung für die Aufsaugung I. 283; — von Gasen I. 325.
Digestion, s. Verdauung.
Dikrotie I. 194.
Dilatator pupillae II. 200; — Centrum II. 295; s. auch Gefässerweiternde Nerven.
Dionaea muscipula I. 48.
Dioptrie II. 174.
Dioptrik s. Lichtbrechung.
Dioxyakrylsäure I. 357.
Dioxyphenylessigsäure I. 369.
Direktes Sehen II. 180.
Disaccharide I. 70.
Disparate Punkte und Tiefenwahrnehmungen II. 262.
Dissimilation I. 24.
Dissociation I. 319.
Dissonanz II. 149.
Diureide I. 357.
DONDERS' Gesetz II. 252.
Doppelbilder II. 257.
Dotterelemente im Ei II. 402.
Drehpunkt des Auges II. 248.
Drehungsaxen der Augenmuskeln II. 249.
Druck, des Blutes, s. Blutdruck.
Druck, intrakardialer I. 148; — intrakranieller II. 389; — intraokularer II. 264; — intrathorakaler I. 292; — intrauteriner II. 406; — in den Luftwegen I. 302; — osmotischer I. 33.
Druckempfindungen II. 85; — Reizschwelle II. 81; — Unterschiedsempfindlichkeit II. 75.
Druckpunkte II. 86. 94; — Reizschwelle II. 72.
Drucksinn II. 85.
Drüsen, s. die verschiedenen Drüsen.
Drüsen der Darmwand I. 256.
Dünndarmdrüsen I. 256; — Innervation I. 256; — Morphologische Veränderungen I. 258.
Duodenum, s. BRUNNER'sche Drüsen.
Durchsichtigkeit der Augenmedien II. 191.
Dyspnoe I. 315.
Dytiscus I. 20.

ECK'sche Fistel I. 256.
Ei II. 399. 402.
Eidotter I. 23.
Eierstock II. 402.
Eihäute II. 406.
Eileiter II. 403.
Eilösung II. 404.
Einfachsehen mit zwei Augen II. 259.
Einfallswinkel II. 164.
Eingelenkige Muskeln II. 51.
Einnahmen des Körpers I. 73.
Einschlüsse im Protoplasma I. 22.
Eintrocknen I. 32.
Eisen, Aufsaugung I. 288; — im Hämoglobin I. 132.
Eiweiss, Abbau im Körper I. 353; — Ansatz im Körper I. 99; — Aufgabe beim Stoffwechsel I. 107; — Aufsaugung I. 287; — Ausnützung im Darm I. 115; — Bedarf in der Kost I. 120; — cirkulierendes I. 107; — als Fettbildner I. 102; — Gesamtstoffwechsel bei Zufuhr von I. 91; — im Harn I. 368; — Organeiweiss I. 107; — Zersetzung beim Hungern I. 85.
Eiweissdrüsen I. 220; — morphologische Veränderungen I. 239.
Eiweissfällende Substanzen im Harn I. 368.
Eiweisskörper I. 63; — Bildung in Pflanzenzellen I. 25; — Gerinnung I. 65; — Konstitution I. 64; — native I. 65; — Reaktionen I. 64; — Synthese I. 64; — Verbrennungswert I. 80; — zusammengesetzte I. 66; — Zusammensetzung I. 64.
Eiweissverdauung im Darm I. 278; — im Magen I. 223; — durch das Pankreassekret I. 229; — Produkte I. 226.

Eiweisszersetzung, Berechnung nach dem ausgeschiedenen Stickstoff I. 76; — bei Zufuhr verschiedener Eiweissmengen I. 88; — bei der Muskelarbeit I. 109; — Modus der — I. 109.
Ejakulation II. 401.
Elasticität der Arterien I. 179; — der Lungen I. 291; — des Muskels II. 3; — der Venen I. 200.
Elasticitätsapparat II. 4.
Elasticitätskoefficient der Muskeln II. 4.
Elastin I. 67.
Elastische Röhren, Strömung darin I. 178; — Wellenbewegung I. 190.
Elastisches Manometer I. 11.
Elektricitätserzeugung bei den Organismen I. 44.
Elektrische Erscheinungen im centralen Nervensystem II. 297; — bei den Drüsen I. 46; — bei der Haut I. 47; — bei den Muskeln und Nerven I. 45; II. 24; — bei der Netzhaut II. 225; — bei den Pflanzen I. 47; — bei der Sekretion I. 234.
Elektrische Fische I. 48.
Elektrischer Geschmack II. 121.
Elektrische Reizung I. 56; — Methodik II. 10; — der Muskeln und Nerven II. 13; — beim Menschen II. 20.
Elektrisches Signal I. 9. 12.
Elektroden, unpolarisierbare II. 11.
Elektrotonus II. 27.
Elementarorganismen I. 17; — Lebenserscheinungen I. 32; — Lebensthätigkeit II. 24; — Stoffaufnahme I. 32.
Emmetropie II. 187; — Akkommodation II. 203.
Empfindung II. 64; — Modalität II. 66; — Projektion nach aussen II. 68; — Qualität II. 66; — Reizschwelle II. 71.
Empfindung und Reiz, qualitative Beziehungen II. 64; — quantitative Beziehungen II. 70.
Emulgierung im Darm I. 278.
Endhirn II. 309.
Endolymphe II. 112.
Energie, potentielle I. 27; — der Nahrungsstoffe I. 80.
Energie, specifische, der Sinnesnerven II. 69.
Entartung, s. Degeneration.
Entfernungsschätzung II. 261.
Entleerung des Harns I. 375; — des Dickdarmes I. 282.
Entoptische Erscheinungen II. 192.
Entwickelung, s. Wachstum.
Enzyme I. 36. 39. 219.
Epiglottis I. 266; — II. 155.
Epilepsie II. 350.
Erbrechen I. 270.
Erektion II. 401; — Centrum II. 295. 401.
Erfolgsorgan der Nerven II. 2.
Erfrieren I. 31. 386.
Ergograph II. 39.
Erhaltung der Energie I. 2.
Erhöhung der Körpertemperatur I. 387; — Wirkung auf die Elementarorganismen I. 31.
Erholung I. 61; — der Muskeln II. 38; — der Nerven II. 39; — der Netzhaut II. 229.
Erigentes I. 210; — II. 397. 401.
Erkenntnistheorie I. 5.
Ermüdung I. 60; — des Gehirns II. 387; — beim Menschen II. 39; — des Muskels II. 37; — des Nerven II. 37; — der Nervencentren II. 42; — der Netzhaut II. 229; — des Ohres II. 142.
Ernährung I. 114; — des Auges II. 264; — des Herzens I. 161; — im jugendlichen Alter I. 121; — des erwachsenen Menschen I. 118.
Eröffnungsperiode II. 406.
Erregbarkeit I. 51; — Veränderungen durch den konstanten Strom II. 18; — durch die Wärme I. 56.
Erregung I. 48; — bei elektrischer Reizung II. 17.
Erregungsgesetz, polares II. 16.
Erregungsleitung I. 57.
Erstickung I. 315; — Blut I. 323; — Einwirkung auf verschiedenen Centren II. 280.
Erythrodextrin I. 221.
Exkremente I. 281.
Exkrete, s. Ausscheidungen.
Explosion I. 50.
Explosivlaute II. 162.
Exspiration I. 291. 297; — Druckveränderungen in den Luftwegen I. 303; — Einwirkung auf den arteriellen Blutdruck I. 205.
Exspiratorische Muskeln I. 298.
Exspirierte Luft, Zusammensetzung I. 328; — giftige Bestandteile I. 330.

Facialis I. 235; — II. 265. 391.
Faeces I. 281.
Fäulnis I. 61; — im Darm I. 280. 363.
Farben II. 222; — komplementäre II. 238; — Theorie II. 239; — Unterschieds-Empfindlichkeit II. 233.
Farbenaddition II. 233.
Farbenblindheit II. 241.
Farbenempfindungen II. 233.
Farbeninduktion, successive II. 235.
Farbenkreisel II. 236.
Farbenmischung II. 236.
Farbensinn II. 233; — in Peripherie der Netzhaut II. 244.
Farbensubtraktion II. 237.

Farbensystem, dichromatisches II. 241; — monochromatisches II. 243; — trichromatisches II. 240.
Farbenton II. 234.
Farbenzerstreuung im Auge II. 198.
Farbiges Nachbild II. 235.
Farblose Blutkörperchen I. 35. 133; — Bewegungen I. 40.
Farbstoffe im Blut I. 128; — im Harn I. 367; — in der Netzhaut II. 223.
Faserstoff, s. Fibrin.
Fellinsäure I. 231.
Fenster, ovales II. 140; — rundes II. 140.
Fermente I. 37.
Fernpunkt II. 188.
Festigkeit der Arterien I. 180; — der Venen I. 200.
Fett I. 68; II. 5; — Abbau im Körper I. 361; — Ansatz im Körper I. 102; — Aufsaugung I. 286; — Ausnützung im Darm I. 116; — Bildung im Körper I. 102; — in der Milch II. 409; — Stoffwechsel bei Zufuhr von I. 92; — Synthese im Körper I. 361; — Transport im Körper I. 361; — Verbrennungswert I. 80; — Verdauung durch Pankreas I. 230; — Verdauung im Darm I. 278; — Verwandlung in Kohlehydrate I. 361; — Zersetzung beim Hungern I. 85; — bei der Muskelarbeit I. 111.
Fettgewebe als Schutzorgan gegen Wärmeverlust I. 392.
Fettsäuren, — als Fettbildner im Körper I. 103; — Lösung in Galle I. 231; — Nahrungswert I. 95.
Fettspaltendes Enzym im Pankreassaft I. 219. 230.
Fettzellen I. 23.
Fibrin I. 127; — -bildung I. 137.
Fibrinferment I. 137.
Fibrinogen I. 137.
Filtration, Bedeutung für die Harnausscheidung I. 371; — für die Transsudation I. 335.
Fimbrien II. 403.
Fische, elektrische I. 48; — Exstirpation des Grosshirns II. 326; — Schwimmblase I. 326.
Fistel, Darm- I. 256; — Fundus- I. 244; — Gallen- I. 252; — Magen- I. 242; — Pankreas- I. 249; — Pylorus- I. 247.
Fistelstimme II. 155.
Fleck, blinder II. 182; — gelber II. 241.
Fleisch als Nahrungsmittel I. 125; vgl. auch Eiweiss.
Fleischmilchsäure I. 353.
Fleischsäure I. 289.
Fliegende Mücken II. 192.
Flimmerbewegung I. 41.
Flimmerepithel der Respirationswege I. 304.
Flimmerzellen I. 41.
Flüstern II. 158.
Fluorescenz der Augenmedien II. 222. 224.
Follikel, Graaf'scher II. 402.
Formanten II. 161.
Fornicatus, Gyrus II. 363.
Fortpflanzung II. 399.
Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im centralen Nervensystem II. 296; — im Muskel II. 8; — in den Nerven II. 9.
Fovea centralis der Netzhaut II. 180.
Frauen, Nahrungsbedarf I. 121.
Frauenmilch II. 409.
Frontalwindungen II. 342. 363. 373. 377.
Frosch, Exstirpation des Grosshirns II. 328.
Froschstrom I. 45.
Fruchtbarkeit II. 401.
Fruchtzucker, Fruktose, s. Lävulose.
Fühlsphäre II. 360.
Fundamentalfarben II. 239.
Fundusdrüsen I. 246; — morphologische Veränderungen I. 248.
Fundusfistel I. 244.

Gähnen I. 302.
Gährung I. 37. 97.
Galle I. 230; — Absonderung I. 252; — antiseptische Eigenschaften I. 280.
Gallenblase I. 252.
Gallenfarbstoffe I. 230; — im Harn I. 369.
Gallenfistel I. 252.
Gallensäuren I. 230; — im Harn I. 369.
Gallenwege I. 256.
Galvanische Erscheinungen s. Elektrische Erscheinungen.
Galvanotropismus I. 57.
Gang II. 58.
Ganglien, periphere, Leistungen II. 288.
Ganglienzellen, s. Nervenzellen.
Gase, Absorption in Flüssigkeiten I. 318; — des Blutes I. 322.
Gaspumpe I. 317.
Gasspannung I. 324.
Gaswechsel, respiratorischer I. 324. 331; — zwischen Blut- und Alveolarluft I. 324; — zwischen Blut und Gewebsflüssigkeit I. 327.
Gaumensegel I. 265; II. 161.
Gebärmutter II. 404; — Innervation II. 295. 407.
Geburt II. 399. 405.
Gedächtnisspuren II. 380.
Gefässe, Strömung des Blutes in I. 174; — und Muskelarbeit II. 45.
Gefässnerven I. 207. 208; — Centren I. 213; II. 295. 310; — Einfluss auf die Blutverteilung im Körper I. 216.
Gefässerweiternde Nerven I. 208.
Gefässverengende Nerven I. 207.

Gefässreflexe I. 210.
Gefässtonus I. 213.
Gefrierpunkterniedrigung I. 33.
Gefühle II. 65. 95.
Gefühlsnerven II. 86; — Rindenfeld II. 360.
Gefühlsstimmung II. 66.
Gegenfarben II. 245.
Gehen II. 58.
Gehirn, Blutzufuhr I. 216; II. 386; — Einfluss auf die Atmung I. 312; — Einteilung II. 309; vgl. die einzelnen Hirnteile; — Ermüdung und Erholung II. 387; — Temperatur II. 388.
Gehirnbewegung II. 387.
Gehirnnerven II. 390.
Gehirnrinde s. Grosshirn.
Gehör, absolutes II. 146; — relatives II. 146; — bei den Fischen II. 105.
Gehörgang, äusserer II. 136.
Gehörknöchelchen II. 138.
Gehörnerv, Reizung II. 141.
Gehörorgan II. 127.
Gehörsempfindungen II. 127; — Reizschwelle II. 73; — Unterschiedsschwelle II. 76; — Reaktionszeit II. 383; — Rindenfeld II. 363.
Geisseln I. 41.
Geistige Arbeit II. 368.
Gelbblaublindheit II. 245.
Gelber Fleck II. 241.
Gelber Körper II. 403.
Gelenke II. 48.
Gemeingefühle s. Gefühle.
Generatio aequivoca I. 17.
Genussmittel I. 105.
Geotropismus I. 54.
Geräusch II. 105. 127; — Reizschwelle II. 73; — Unterschiedsempfindlichkeit II. 76.
Gerinnung des Blutes I. 137; — der Eiweisskörper I. 65; — der Milch I. 227.
Geronnene Eiweisskörper I. 65.
Geruchsempfindungen II. 121; — Reizschwelle II. 124; — Rindenfeld II. 363; — Reaktionszeit II. 383.
Gesamtstoffwechsel beim Hunger I. 83; — bei Zufuhr von Nahrung I. 106.
Geschlecht, Einfluss auf die Pulsfrequenz I. 174.
Geschlechtsdrüsen, accessorische, beim Manne II. 400.
Geschlechtsorgane, männliche II. 400; — weibliche II. 402.
Geschlechtsreife s. Pubertät.
Geschmacksempfindungen II. 117; — Reizschwelle II. 121; — Unterschiedsschwelle II. 77; — Rindenfeld II. 363; — Reaktionszeit II. 383.
Geschmacksknospen II. 117.
Geschmacksnerven II. 118.
Geschwindigkeit der Erregung in den nervösen Centralorganen II. 296; — in den Muskeln II. 8; — in den Nerven II. 9.
Geschwindigkeit der Pulswelle I. 193.
Geschwindigkeit der Strömung des Blutes in den Arterien I. 187; — in den Kapillaren I. 199; — in den Venen I. 200; — einer Flüssigkeit in Röhren I. 175.
Geschwindigkeitskurve des Blutes in den Arterien I. 189.
Gesetz der Augenbewegungen II. 252; — der konstanten Orientierung II. 252.
Gesichtsempfindungen II. 163; — Reizschwelle II. 74; — Unterschiedsschwelle II. 76; — Reaktionszeit II. 383; — Rindenfeld II. 365.
Gesichtsfeld II. 181; — Wettstreit der II. 261.
Gesichtslinie II. 185; — Winkel mit der Augenaxe II. 197.
Gesichtsmaske für Respirationsversuche I. 76.
Gesichtsmuskeln II. 391.
Gesichtswahrnehmungen, Projektion nach aussen II. 253.
Gesichtswinkel II. 184; — Bedeutung für die Tiefenwahrnehmung II. 261.
Getreide I. 126.
Gewebsflüssigkeit I. 30. 333; — Bewegung I. 334; — Bildung I. 335; — Gaswechsel I. 327; — Zusammensetzung I. 333.
Gewichtsschätzung II. 75.
Giftige Bestandteile in der exspirierten Luft I. 330.
Glandulae, s. die verschiedenen Drüsen.
Glaskörper II. 192; — Brechungsvermögen II. 176.
Gleichgewichtszustand II. 50.
Globulin I. 65. 321.
Glomeruli I. 369.
Glossopharyngeus I. 210. 235; II. 118. 392.
Glottis, s. Stimmritze.
Glukase I. 221. 229.
Glukose s. Dextrose.
Glukuronsäure I. 364.
Glycerin, Nahrungswert I. 95.
Glycerinsäure I. 362.
Glykocholsäure I. 230.
Glykogen I. 71. 104. 222. 348. 353. 359. 366; II. 5; — Bildung I. 358.
Glykokoll I. 230.
Glykol I. 362.
Glykolsäure I. 362.
Glykoproteide I. 67.
Glykosurie I. 348. 358.
Glyoxylsäure I. 362.
GOLL'sche Stränge II. 299.
GOWER's Antero-lateral tract I. 298.
GRAAF'scher Follikel II. 402.
Granulose I. 71.
Graphische Methode I. 7.
Greisenalter II. 413.

Gromia I. 34.
Grosser Kreislauf I. 141.
Grosshirn II. 336; — Ausschaltung II. 326; — Bedeutung bei der Restitution nach Labyrinthexstirpation II. 110; — Geschichte II. 332; — motorische Rindenfelder II. 340; — psycho-physische Leistungen II. 368; — Reflexhemmung II. 284; — sensorische Rindenfelder II. 359; — vegetative Verrichtungen II. 358; — Windungen, s. die einzelnen Windungen.
Grosshirnganglien II. 339.
Grosshirnkommissuren II. 349.
Grosshirnrinde, s. Grosshirn.
Grosshirnschenkel II. 324.
Grünblindheit II. 241.
Grundfarben II. 239.
Guanin I. 66; II. 5.
Gummiarten I. 71.
Gymnotus I. 48.

Haare und Druckpunkte II. 86 — und Wärmeregulierung I. 393.
Haarzellen im inneren Ohr II. 143.
Hämatin I. 66. 133.
Hämatoblasten I. 133.
Hämatogene I. 288.
Hämatoidin I. 133. 232.
Hämatoporphyrin I. 133.
Hämin I. 133.
Hämochromogen I. 132.
Hämodromograph I. 186.
Hämodynamik s. Kreislauf.
Hämoglobin I. 66. 131; — Absorptionsspektrum I. 132; — Sauerstoffaufnahme I. 319.
Halbdurchlässige Membranen I. 33.
Hallucinationen II. 68.
Halssympathicus als Absonderungsnerv I. 207; — als Gefässnerv I. 235; — pupillerweiternde Fasern II. 201; s. auch Sympathicus.
Hammer im Ohr II. 138.
Haploskopische Methode II. 257.
Haptogenmembran II. 409.
Harn I. 364; — Ausscheidung I. 369; — Entleerung I. 375.
Harnblase I. 376; — Innervation I. 376; II. 295.
Harnindikan I. 364.
Harnkanälchen II. 370.
Harnleiter I. 375.
Harnmukoid I. 365.
Harnröhre I. 376.
Harnsäure, Bildung im Körper I. 355; — Eigenschaften I. 366.
Harnstoff, Bildung im Körper I. 354; — Eigenschaften I. 365; — im Schweiss I. 75; — als Zersetzungsprodukt des Eiweisses I. 354.
Harntreibende Mittel I. 372.
Hauptpunkte in einem centrierten System II. 172; — im Auge II. 178.
Hauptzellen I. 246.
Haut, Ausscheidungen I. 379; — Elektrische Ströme I. 47; — Resorption I. 383; — Sensorische Funktionen II. 79; — Temperatur I. 394; — Wärmeverlust durch I. 391.
Hautplasma I. 21.
Hauttalg I. 379.
Heissempfindung II. 84.
Heliotropismus I. 55.
Helligkeit im Spektrum II. 231. 233.
Hemianopsie II. 366.
Hemiläsion des Rückenmarkes beim Menschen II. 302.
Hemipepton I. 227.
Hemisektion des Rückenmarkes bei Tieren II. 301.
Hemmende Nerven II. 271; — der Darmbewegung I. 273; — der Darmsekretion I. 257; — des Herzens I. 164. 171.
Hemmung, Centren II. 284; — von Reflexen II. 283; — durch den elektrischen Strom II. 17.
Hemmungserscheinungen I. 59.
Henry-Dalton's Gesetz I. 318.
Hering's Farbenlehre II. 245.
Herz I. 142; — Abtrennung der Vorhöfe von den Kammern I. 162; — Aktionsstrom II. 25; — Arbeit I. 158; — Blutzufuhr I. 203; — Diastole I. 141; — Druck in den Kammern I. 149; — Einwirkung der Temperatur I. 163; — Entleerung I. 150; — Formveränderungen bei der Systole I. 145; — Fortpflanzung der Erregung I. 164; — Füllung bei der Diastole I. 156; — Kraft I. 157; — Nervenzellen I. 162; — Papillarmuskeln I. 143; — Sehnenfäden I. 143; — Systole I. 141; — Volumen der systolischen Blutmenge I. 159; — Zahl der Herzschläge I. 173.
Herzbewegung, zeitliche Verhältnisse I. 156.
Herzcentren, intrakardiale I. 162.
Herzhöhlen, Veränderungen bei der Systole I. 147.
Herzkammer I. 145; — Kontraktionen I. 146.
Herzklappen I. 142.
Herzkontraktion, Natur der I. 160.
Herzmanometer I. 148.
Herzmuskel I. 160.
Herznerven, centrifugale I. 164; — centripetale I. 169; — Centren I. 171.
Herzreflexe I. 169.
Herzstoss I. 152; — Kurve I. 153.
Herzsystole I. 141; — Ansaugung dabei I. 157.

Herzthätigkeit und Muskelarbeit II. 44.
Herztöne I. 144.
Herzvorhöfe I. 145.
Heteroalbumose I. 226.
Hexenmilch II. 411.
Hexosen I. 70.
Hinterhauptwindungen s. Occipitalwindungen.
Hinterhirn II. 313.
Hinterhorn II. 268.
Hinterstränge II. 268; — Leitungsbahnen II. 298.
Hippursäure I. 363. 367.
Hirn, s. Gehirn, Grosshirn und die einzelnen Hirnteile.
Hirnstamm II. 306; — Verrichtungen des H. an sich II. 326.
Histologische Methoden I. 5.
Histon I. 67.
Hoden II. 400; — innere Sekretion I. 343.
Hören, s. Gehörsempfindungen.
Hörhaare I. 145.
Hörsphäre II. 363.
Homocentrisches Licht II. 165.
Homogentisinsäure I. 369.
Homoitherme Tiere I. 44.
Hornhaut, Brechungsvermögen II. 176; — Form II. 193; — entoptische Erscheinungen II. 192; — Krümmungshalbmesser II. 177; — optische Bedeutung II. 179.
Horopter II. 259.
Humor aqueus II. 176.
Hund, Exstirpation des Grosshirns II. 331.
Hunger, Stoffwechsel u. s. w. I. 83.
Husten I. 302.
Hyaloplasma I. 21.
Hydrobilirubin I. 231, 367.
Hydrolytische Spaltung I. 219.
Hyperästhesie II. 304.
Hypermetropie II. 188; — Akkommodation II. 203.
Hypoglossus II. 393.
Hypophysis, Innere Sekretion I. 352.
Hypoxanthin I. 66; II. 5.

Immunität I. 136.
Inanition, s. Hungern.
Incidenz, schiefe, der Strahlen im Auge II. 197.
Indigschwefelsaures Natron, Ausscheidung durch die Niere I. 374.
Indirektes Sehen II. 180.
Indol I. 363.
Indoxyl I. 364.
Indoxylschwefelsäure I. 364.
Induktionsapparate II. 12.
Induktionsströme, Erregung der Muskeln und Nerven durch II. 19; — unipoläre Wirkungen II. 12.
Innere Kapsel II. 356.
Innerer Kniehöcker II. 364.
Innere Sekretion I. 343; — der Hoden I. 343; — der Milz I. 352; — der Nebennieren I. 349; — der Nieren I. 351; — des Pankreas I. 347; — der Schilddrüse I. 344.
Innervation, s. die verschienenen Organe.
Inosit II. 5.
Insel II. 377.
Insensible Perspiration I. 381.
Inspiration I. 291. 293; — Druckveränderungen in den Luftwegen I. 303; — Einwirkung auf den arteriellen Blutdruck I. 205.
Inspiratorische Muskeln I. 296.
Insula II. 377.
Interferenz vom Schall II. 146.
Interkostalmuskeln I. 296.
Intermittenztöne II. 148.
Intervallempfindlichkeit II. 143.
Intoxikationskrankheiten I. 32.
Intrakardiale Herzcentren I. 162.
Intrakardialer Druck I. 11. 151.
Intrakranieller Druck II. 389.
Intraokularer Druck II. 264.
Intrathorakaler Druck I. 292.
Intrauteriner Druck II. 406.
Invertierung I. 71.
Iris, s. Regenbogenhaut.
Isocyansäure I. 366.
Isolierte Leitung in den Nerven II. 2.
Isomaltose I. 221.
Isometrische Zuckungen II. 6. 31.
Isotonische Zuckungen II. 7. 29.

Jahreszeiten, Einfluss auf die körperliche Entwickelung II. 417.
Jünglingsalter II. 413.

Kälte, Einwirkung auf die Elementarorganismen I. 31.
Kälteempfindung II. 79.
Kältepunkte II. 80; — Ortssinn II. 90.
Kalksalze, Bedeutung für die Blutgerinnung I. 137; — für die Labwirkung I. 228.
Kaltblütige Tiere I. 44.
Kammer des Herzens I. 145.
Kammerwasser, s. Wässerige Feuchtigkeit.
Kaninchen, Exstirpation des Grosshirns II. 330.
Kapillarelektrometer I. 15.
Kapillaren I. 198; — Nerven I. 200.
Karbamid I. 365.
Kardinalpunkte, optische II. 165; — des Auges II. 178. 206.
Kardiogramm I. 153.
Kardiograph I. 154.
Kardiographische Sonde I. 148.
Kasein I. 66. 228. 275; II. 409.
Kastration II. 400.
Kauen I. 259; — Innervation I. 260.
Kehlkopf, Atembewegungen I. 301; — Innervation I. 306; — Stimmbildung II. 154; — Verschluss beim Schlucken I. 266.

Kehlkopfmuskeln II. 151.
Kehlkopfspiegel II. 155.
Keimblase II. 402.
Keimfleck II. 402.
Keratin I. 67.
Kern der Zelle I. 18.
Kerne der Hirnnerven, s. Gehirnnerven.
Kind, Ernährung I. 121.
Kindesalter II. 412.
Kinematograph II. 229.
Klang II. 127.
Klangfarbe II. 131.
Klappen des Herzens I. 142; — der Lymphgefässe I. 335; — der Venen I. 202.
Kleider I. 392. 399.
Kleiner Kreislauf I. 141. 204.
Kleinhirn II. 314; — Irritationssymptome nach der Ausschaltung des II. 321.
Kleinhirnschenkel II. 322.
Kleinhirn - Seitenstrangbahn II. 299.
Klonischer Krampf II. 341. 350.
Klopfversuch II. 284.
Knabenalter II. 413.
Kniehöcker, äusserer II. 323. 325; — innerer II. 364.
Kniephänomen II. 294.
Knochen, allgemeine Eigenschaften II. 47.
Knochenleitung des Schalls II. 136.
Knochenmark, Bildung der roten Blutkörperchen I. 133.
Knotenpunkte II. 172; — des Auges II. 178.
Kochsalz, s. Aschenbestandteile.
Körnerplasma I. 21.
Körper, Schwerpunkt des menschlichen II. 53; — Wachstum II. 412.
Körper, gelber II. 403.
Körperbewegungen II. 48; — Einfluss auf die Pulsfrequenz I. 173; — Einfluss auf den Stoffverbrauch I. 109; vgl. Arbeit.
Körpergewicht des Menschen II. 413.
Körperlänge des Menschen II. 413.
Körpertemperatur des Menschen I. 384; — nach dem Tode I. 387; — der Vögel I. 384; — der Säugetiere I. 384; — bei kaltblütigen Tieren I. 44; — Regulierung I. 395.
Kohlehydrate I. 69; — Abbau im Körper I. 358; — Aufsaugung I. 285; — Ausnutzung im Darm I. 116; — Einfluss des Pankreas auf auf den Umsatz der I. 347; — als Fettbildner I. 104; — Stoffwechsel bei Zufuhr von I. 93; — Verbrennungswert I. 80; — Verdauung I. 274. 280; — Zersetzung bei der Muskelarbeit I. 111.
Kohlenoxyd - Hämoglobin I. 133.
Kohlensäure, im Blute I. 320; — in Blutkörperchen I. 323; — im Blutplasma I. 323; — Abgabe beim Stoffwechsel I. 76; — Abgabe durch die Haut I. 382; — in den Lungen I. 325; — Aufnahme bei den Pflanzen I. 25; — Bildung in den Lungen I. 327; — Gehalt in der atmosphärischen Luft I. 328; — in der exspirierten Luft I. 328; — bei der Eiweisszersetzung I. 353; — Spannung im Blute I. 325; — Spannung im Brustgang I. 328; — Partiardruck in der Alveolarluft I. 325; — in der Lymphe I. 334; — und Muskelthätigkeit I. 111.
Kohlensäurehämoglobin I. 133.
Kollagen I. 67.
Kollateralen II. 268.
Kombinationstöne II. 147.
Kommissuren zwischen den Hemisphären II. 349.
Kompensation nach Läsionen des Kleinhirns II. 320; — nach Ausschaltung des inneren Ohres II. 110.
Komplementäre Farben II. 238.
Komplementäre Luft I. 300.
Konjugierte Vereinigungspunkte II. 165.
Konkomitierende Atembewegungen I. 301.
Konsonanten II. 161.
Konsonanz II. 149.
Konstanter Strom, Reizung durch den II. 16; — Erregbarkeitsveränderungen durch den II. 18.
Kontraktion I. 40; — willkürliche II. 23.
Kontrakturen nach Ausschaltung der motorischen Rindenfelder II. 355.
Kontrast, simultaner II. 245.
Konvergenz der Augen II. 253; — bei der Akkommodation II. 211.
Koordinationsstörungen bei Läsionen des Kleinhirns II. 318; — bei Aufhebung des Muskelsinns II. 101.
Kopfmark II. 310; — Centren II. 310; — Nervenkerne II. 311; — physiogische Bedeutung II. 312.
Kopfstimme II. 155.
Korrespondenz der Netzhäute II. 257.
Korrespondierende Punkte II. 257.
Kost, Abwechslung I. 106; — Ausnützung im Darm I. 117; — Zusammensetzung I. 124.
Kostmass I. 118.
Krämpfe bei Rindenepilepsie II. 350.
Kraft, absolute des Muskels II. 32; — der Atembewegungen I. 303; — der Darmbewegung I. 272; — des Herzens I. 157.
Kraftsinn II. 96.
Kranzarterien I. 143. 162.
Kreatin I. 354. 358; II. 5.

Kreatinin I. 354. 358. 366.
Kreislauf des Blutes I. 140.
Kreuzung im Rückenmark II. 301; — im Gehirn II. 348.
Krystalllinse im Auge, Brechungsvermögen II. 176; — entoptische Wahrnehmung II. 192; — Krümmungshalbmesser II. 178; — Veränderung bei der Akkommodation II. 205.
Kurve, s. die verschiedenen Organe.
Kurzsichtigkeit, s. Myopie.
Kymographion I. 9.

Labenzym I. 227. 248.
Labyrinth des Ohres II. 104. 142.
Labzymogen I. 227.
Lachen I. 302.
Lähmung I. 49. 60.
Längenschätzung II. 255.
Längenvariationen des Muskels II. 6.
Längsschnitt, mittler II. 258.
Lävulose I. 70.
Lageempfindungen II. 95. 99.
Lageveränderungen des Körpers, Einfluss auf die Blutströmung I. 202; — Wahrnehmung von II. 96. 111. 114.
Laktalbumin I. 65; II. 409.
Laktoglobulin II. 409.
Laktose I. 70.
Laryngeus inferior I. 306. 313.
Laryngeus superior I. 306. 313.
Laryngoskop II. 155.
Larynx, s. Kehlkopf.
Latenzdauer der Muskelzuckung II. 7.
Laufen II. 62.
Lebensalter, Einfluss auf die Pulsfrequenz I. 173.
Lebensbedingungen I. 29.
Lebenserscheinungen d. Elementarorganismen I. 32.
Lebenskraft I. 2.
Leber, Absonderung I. 252; — Blutzufuhr I. 255; — Glykogenbildung I. 359; — Harnstoffbildung I. 355; — Regulator des Kreislaufes I. 204; — Zuckerbildung I. 360.
Lecithin I. 23. 68.
Lecithin-Albumine I. 68.
Leguminosen I. 26.
Leichenstarre, s. Totenstarre.
Leim I. 68; — Nahrungswert I. 96; — Verdauung im Magen I. 223. 227.
Leimalbumosen I. 68.
Leimpeptone I. 68.
Leitung, isolierte in den Nerven II. 2.
Leitung der Erregung I. 57; — der Wärme I. 391.
Leitungsbahnen im Rückenmark II. 296; — centrifugale II. 301; — centripetale II. 303; — Methodik II. 296; — für vegetative Verrichtungen II. 303; — von den motorischen Rindenfeldern II. 356; — von den sensorischen II. 361; — von der Hörsphäre II. 364; — von der Sehsphäre II. 367.
Leitungsvermögen des Nerven für Elektricität II. 13.
Leuchten bei Tieren I. 43; — des Auges II. 311.
Leuchtende Strahlen, Einwirkung auf die Netzhaut II. 222.
Leucin I. 229. 369.
Leukocythen I. 35. 133; — Bewegungen I. 40.
Levator ani I. 282.
Levatores costarum I. 296.
Licht, Reizung durch I. 55; — Einwirkung auf die Netzhaut II. 219; — auf die Pupille II. 201; — Produktion bei Organismen I. 43.
Lichtbrechung im Auge II. 175; — in optischen Systemen II. 164.
Lichtstrahlen, Einwirkung verschiedener auf die Netzhaut II. 219.
LIEBERKÜHN'sche Drüsen I. 256.
Linse im Auge, s. Krystalllinse.
Linsen II. 173.
Linsenkern II. 339.
Liquor follicularis II. 402.
LISTING's Gesetz II. 252.
Lobi optici II. 323.
Lobus paracentralis II. 348.
Lochien II. 407.
Lösungen, äquimolekulare I. 52.
Lokalisationslehre II. 338.
Lokalzeichen II. 89.
Lokomotion, s. Gehen.
Luft, atmosphärische I. 328 — exspirierte I. 328; — Komplementär- I. 300; — Veränderung durch die Respiration I. 328.
Luftpumpe I. 317.
Luftraum, schädlicher in den Lungen I. 301.
Luftübertragung, Registrierung durch I. 13.
Luftwechsel in den Lungen I. 299.
Luftwege I. 302.
Lungen I. 291; — Elasticität I. 291; — Luftwechsel I. 299; — schädlicher Luftraum I. 301; — Schutzeinrichtungen I. 304; vgl. auch Atembewegungen, Atmung.
Lungenkatheter I. 324.
Lungenkreislauf I. 141. 204.
Luteinzellen II. 403.
Lymphbildung I. 335.
Lymphe I. 334; vgl. auch Gewebsflüssigkeit.
Lymphgefässe I. 335.
Lymphocythen I. 134.
Lymphströmung I. 335.
Lysatin I. 354.
Lysatinin I. 354.

Macula acustica II. 106; — lutea II. 241.
Mädchenalter II. 416.

Männliche Geschlechtsorgane II. 400.
Magen, Aufsaugung I. 284; — Bewegungen I. 268; — Entleerung I. 270; — Exstirpation I. 277; — Innervation I. 269; — physiologische Aufgabe I. 277; — Selbstverdauung I. 249.
Magenfistel I. 242.
Magenkörper, Innervation I. 269.
Magensaft, Absonderungsbedingungen I. 244; — Eigenschaften I. 223; — Säure I. 224.
Magenschleimhaut I. 242; — Innervation I. 242; — morphologische Veränderungen I. 248.
Mahlzeiten, Einfluss auf die Pulsfrequenz I. 173.
Malapterurus I. 48.
Malonsäure I. 362.
MALPIGHI'sche Gefässknäuel I. 369.
Maltose I. 70. 221. 229.
Manègebewegung II. 321.
Mannesalter II. 413.
Manometer, elastische I. 11; — Quecksilber I. 10. 180.
Marginalgyrus II. 342.
MARIOTTE's Versuch II. 182.
Mark, verlängertes, s. Kopfmark.
MASSON's Scheibe II. 76.
MAXWELL's Scheibe II. 236.
Mechanische Reizung I. 54; — der Nerven II. 10.
Medium, Bedeutung des umgebenden für die Elementarorganismen I. 29.
Medulla oblongata s. Kopfmark.
Mehrgelenkige Muskeln II. 52.
MEIBOM'sche Drüsen II. 266.
Membran der Pflanzenzellen I. 34; — semipermeable I. 33.
Membrana basilaris II. 144.
Menstruation II. 404.
Merkliche Unterschiede II. 74.
Mesocarpus I. 53.
Mesoxalsäure I. 362.
Metallischer Geschmack II. 118.
Methämoglobin I. 133.
Methode, graphische I. 7.
Methodik, allgemeine physiologische I. 115; — s. die einzelnen Organe und Verrichtungen.
Methylcyamidin I. 358. 366.
Methylglykocyamin I. 358.
Milch II. 408; — Absonderung II. 410; — Einwirkung von Magensaft I. 223; — Gerinnung durch Labenzym I. 227.
Milchdrüse II. 410; — Innervation II. 411; — morphologische Veränderungen II. 411.
Milchfett II. 409.
Milchsaft s. Chylus.
Milchzucker I. 70; II. 409.
Militärische Haltung II. 55.
Milz, innere Sekretion I. 352.
Mimische Ausdrücke II. 391.
Mineralische Nahrungsstoffe I. 97; vgl. auch anorganische Bestandtheile.
Mineralische Stoffe in den Pflanzenzellen I. 25.
Minimaländerungen II. 74.
Minimalbedarf an Nahrung I. 118.
Minimalluft I. 300.
Mitbewegung II. 47.
Mitralisklappe I. 142.
Mittelhirn II. 323.
Mittelohr II. 137.
Mittelton II. 148.
Mittler Längsschnitt II. 258.
Mittler Querschnitt II. 259.
Mittlere Abstufung II. 75.
Mittlerer Arbeiter, Nahrungsbedarf I. 120.
Mittlerer Fehler II. 75.
Mittönen II. 133.
Modalität der Empfindung II. 66.
Monochromatisches Farbensystem II. 243.
Monokulares Blickfeld II. 252.
Monopolare Reizung II. 20.
Monosaccharide I. 70.
Morphologische Veränderungen bei der Thätigkeit in der Magenschleimhaut I. 248; — in den Milchdrüsen II. 411; — der Nervenzelle II. 280; — der Netzhaut II. 224; — im Pankreas I. 252; — bei der Sekretion I. 234; — in den Speicheldrüsen I. 238; — in den Tränendrüsen II. 265.
Motorische Aphasie II. 373.
Motorische Rindenfelder II. 340. 368. 371.
Motorische Rückenmarksnerven II. 394.
Mucin I. 67. 227.
Mukoïde I. 67.
Mundhöhle, Verdauung I. 274; — Verschluss beim Schlucken I. 265.
Musikalische Aphasie II. 376.
Muskel II. 1; — absolute Kraft II. 32; — Arbeitsleistung bei einzelner Kontraktion II. 28; — Arbeitsleistung bei Tetanus II. 33; — Blutzufuhr I. 216; — Beziehungen zum centralen Nervensystem II. 44. 46; — centrale Innervation II. 37; — Chemie II. 4; — chemische Veränderungen II. 28; — Eigenschaften des ruhenden II. 3; — Einwirkung der Arbeit I. 59; — Einwirkung vom inneren Ohr II. 108. — Elasticität II. 3; — Ermüdung II. 37; — Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung II. 8; — Glykogen I. 359; — innere Sekretion I. 352; — Methodik II. 6; — Reaktion II. 4; — Rindenfelder II. 340. 368. 371; — Thätigkeitsveränderungen II. 24; — Totenstarre II. 43; — Wärmebildung I. 388; II. 33; — Zuckungsverlauf II. 9.
Muskel, s. auch die verschiedenen Muskeln.

Muskelarbeit II. 28; — beim Gehen II. 61; — und Kreislauf II. 44; — und Atmung II. 45; — und Nahrungsbedarf II. 46; — und Kohlensäureproduktion I. 111; — Einfluss auf die Pulsfrequenz I. 173; — Einfluss auf Eiweisszersetzung I. 109; — Zersetzung von Fett und Kohlehydraten I. 111.
Muskelkurve I. 13; II. 6.
Muskelmechanik, Aufgaben der speziellen II. 48.
Muskelnerven, centripetale II. 97. 212.
Muskelsinn II. 96; — Rindenfeld II. 361.
Muskelstrom I. 45.
Muskelton II. 28.
Muskuläres Schielen II. 259.
Muskulin I. 65; II. 5.
Mutation II. 157.
Mutterkuchen, s. Placenta.
Mylohyoideus I. 262.
Myoalbumin II. 5.
Myochrom II. 5.
Myoglobulin II. 5.
Myopie II. 188; — Akkommodation II. 203.
Myosin I. 65; II. 5.
Mysis, Gehörhaare II. 145.
Myxödem I. 344.

Nachbild, farbiges II. 235; — negatives II. 229: — positives II. 227.
Nachdehnung II. 4.
Nachgeburt II. 405.
Nachhirn II. 309.
Nachlässige Haltung II. 55.
Nachschrumpfung II. 4.
Nachwirkung, elastische II. 4.
Nahepunkt II. 203.
Nahrung I. 29. 114; — Einwirkung auf den Stoffwechsel I. 88.
Nahrungsbedarf I. 114; — des erwachsenen Menschen I. 118; — der Frau I. 121; — des Kindes I. 121; — bei der Muskelthätigkeit II. 46.
Nahrungseiweiss I. 107.
Nahrungsmittel I. 73.
Nahrungsstoffe I. 73; — Abbau im Körper I. 353; — anorganische I. 97; — Aufgabe beim Stoffwechsel I. 107; — Aufsaugung I. 283; — Ausnützung im Darm I. 115; — organische I. 73; — potentielle Energie I. 80.
Narkose I. 5. 60.
Nasallaute II. 161.
Nase, s. Geruchsempfindungen.
Nasenlöcher, Atembewegungen I. 302.
Nasenrachenraum, Verschluss beim Schlucken I. 265.
Native Eiweissstoffe I. 65.
Naturerkennen, Grenzen des II. 66.
Nebenniere, innere Sekretion I. 349; — Extrakt II. 290.
Nebenschliessung II. 10.
Negativer Druck in der Brusthöhle I. 157.
Nerven, allgemeine Physiologie II. 1; — spezielle Physiologie II. 390; — Einteilung nach der physiologischen Aufgabe II. 270; — centrifugale Nerven I. 6; II. 270; — centripetale Nerven I. 6; II. 270; — elektrische Erscheinungen II. 24; — Ermüdung II. 37; — Fortflanzungsgeschwindigkeit der Erregung II. 9; — Thätigkeitsveränderungen II. 24; — Wärmebildung II. 33.
Nerven, s. die verschiedenen Organe und Nerven.
Nervencentren, Ermüdung II. 42; vgl. Nervensystem.
Nervenendigungen II. 39.
Nervenfasern II. 267; — physiologische Verschiedenheiten II. 271.
Nervenfortsatz II. 267.
Nervenphysiologie, allgemeine II. 1; — spezielle II. 390.
Nervensystem, centrales II. 267; — sympathisches II. 395.
Nerventhätigkeit, Grundgesetze II. 2.
Nervenzellen II. 267; — Abhängigkeit von der Blutzufuhr II. 279; — Leistungen II. 273; — nutritive Aufgabe II. 273; — physiologische Reize II. 276; — Reaktionsweise bei Reizung II. 277; — periphere, Leistungen II. 288; — morphologische Veränderungen II. 280; — Regeneration II. 281.
Netzhaut, Anatomie II. 181; — Bilder II. 180; — Blendung II. 230; — Einwirkung ultraroter Strahlen II. 220; — Einwirkung ultravioletter Strahlen II. 222; — elektrische Erscheinungen II. 225; — Erholung II. 229; — Ermüdung II. 229; — Erregung II. 219; — Farbensinn im Centrum II. 233; — Farbensinn in der Peripherie II. 244; — Korrespondenz der beiden Netzhäute II. 257; — lichtempfindliche Schicht II. 181; — morphologische Veränderungen II. 224; — Thätigkeitsveränderungen II. 223; — zeitlicher Verlauf der Erregung II. 227.
Netzhautgefässe, Schattenbild II. 183.
Netzhautphotographie II. 224.
Neubildung I. 59.
Neugeborenes Kind II. 412.
Neurokeratin I. 67.
Neuron II. 267.
Niere, Bau I. 369; — Blut I. 141; — Blutzufuhr I. 216; — Extrakt II. 290; — innere Sekretion I. 351; — Verrichtungen I. 370.
Niesen I. 302.
Normale II. 164.
Normalstellung II. 53.

Nubecula im Harn I. 365.
Nukleïn, echtes I. 66.
Nukleïnbasen I. 66.
Nukleïnsäuren I. 66. 368.
Nukleoalbumin I. 66.
Nukleohiston I. 67.
Nukleoproteïde I. 66.

Obertöne II. 132; — Bedeutung für die Konsonanz II. 150; — Bedeutung für die Vokale II. 159.
Occipitalwindungen II. 365. 372. 378.
Octavus II. 392.
Oculomotorius II. 200. 210. 390; — Kern II. 324.
Öffnungstetanus II. 14.
Öffnungszuckung II. 13.
Oesophagus II. 263.
Ohm's Regel II. 135.
Ohr, Bedeutung für die Gehörsempfindungen II. 141; — Bogengänge II. 104; — innere Muskeln II. 140; — mittleres II. 137; — Otolithensäckchen II. 104. 113. 115; — Schallleitung II. 135; — Rindenfeld II. 363.
Ohrmuschel II. 135; — Bewegungen durch Reizung des Grosshirns II. 364.
Ohrtrompete II. 141.
Oleïn I. 69.
Olfactorius II. 200. 210. 390.
Olfaktie II. 124.
Olfaktometer II. 124.
Operationen an lebenden Tieren I. 5.
Ophthalmometer II. 177.
Ophthalmoskop II. 112.
Opticus II. 390; — centrifugale Fasern II. 225.
Optische Axe II. 164.
Optisches Bild II. 165.
Optisches Centrum II. 173.
Optische Kardinalpunkte II. 165; — des Auges II. 175. 206.
Optisches System, centriertes II. 164. 169; — einfaches II. 166.
Optische Zone der Hornhaut II. 193.
Optogramm II. 224.
Organsystem I. 30.
Organe, überlebende I. 7.
Organe, Wechselwirkungen I. 341.
Organeiweiss I. 107; — Zerfall nach Pankreasexstirpation I. 348.
Organempfindungen II. 95.
Ortssinn der Druckempfindungen II. 87; — der Druckpunkte II. 88; — der Temperaturpunkte II. 90; — der Netzhaut II. 186.
Ortsveränderungen II. 57.
Osmose, Bedeutung für die Aufsaugung I. 283; — für die Transsudation I. 336; — für die Wechselwirkungen des Organe I. 341.
Osmotische Erscheinungen I. 33.
Ossein I. 68.
Otolith II. 106.
Otolithensäckchen, physiologische Aufgabe II. 104. 113. 115.
Ovalbumin I. 65.
Ovales Fenster II. 140.
Ovarium, s. Eierstock.
Ovovitellin I. 68.
Oxalsäure I. 357. 367.
Oxalursäure I. 357.
Oxybuttersäure, β, I. 354. 369.
Oxydation I. 27.
Oxyhämoglobin I. 131, 132; — Sauerstoffaufnahme I. 319.
Oxysäuren, aromatische I. 367.

Palmitin I. 69.
Pankreas I. 249; — Absonderungsnerven I. 249; — Fistel I. 249; — morphologische Veränderungen I. 252.
Pankreassaft I. 228.
Papillarmuskeln des Herzens I. 143.
Papille im Auge II. 218.
Parabansäure I. 357.
Paracentrallob II. 348. 361.
Parakresol I. 363.
Parakresolschwefelsäure I. 364.
Paramaecium I. 42.
Paraoxyphenylessigsäure I. 363.
Paraoxyphenylpropionsäure I. 363.
Paraphasie II. 375.
Parietalauge II. 323.
Parietalwindungen II. 361. 378.
Parotis I. 235.
Parotisspeichel I. 220.
Partiardruck eines Gases I. 318.
Partiartöne II. 132; vgl. Obertöne.
Partus II. 399.
Passive Bewegungen, Wahrnehmung von II. 98.
Pathologie I. 5.
Pectorales I. 296.
Pedunculi cerebelli II. 322.
Pedunculi cerebri II. 324.
Penis II. 401.
Pentosen I. 70.
Pepsin I. 219. 224; — Ort der Bildung I. 246; — Zerstörung durch Trypsin I. 281.
Pepsinogen I. 226.
Pepton I. 65. 222; — Nahrungswerth I. 95; — Schicksal im Blute I. 287; — Wirkungen bei Einspritzung in das Blut I. 290.
Perilymphe II. 140.
Perimeter II. 180.
Perimeterkarte II. 180.
Periphere Ganglien II. 288.
Periphere Gefässnervencentren I. 213.
Peripherie der Netzhaut, Sehschärfe II. 186; — Farbensinn II. 244.
Periplaneta I. 54.
Peristaltik I. 264; — im Darm I. 271.
Perspiration, insensible I. 381.
Pflanzenzellen I. 22.
Pfortader I. 141; — Blut I. 356.

Pharynx, Verhalten beim Schlucken I. 263.
Phasenverschiebung II. 146.
Phenol I. 364.
Phenolschwefelsäure I. 364.
Phenylessigsäure I. 363.
Phenylpropionsäure I. 363.
Phlebin I. 131.
Phonograph II. 160.
Phosphate, s. Aschenbestandteile.
Photographie, Anwendung innerhalb der Physiologie I. 15; II. 57.
Phrenicus I. 305.
Phrenologie II. 333.
Physikalische Methoden I. 4.
Physiologie, Aufgabe I. 1.
Piëzometer I. 176.
Pigmentepithel der Netzhaut II. 224.
Placenta II. 405.
Placentarkreislauf I. 314.
Plasma des Blutes I. 134.
Plasmodien I. 19.
Plasmolyse I. 35.
Plethysmograph I. 189.
Plethysmographische Kurve I. 189.
Plexus II. 393.
Pneumograph I. 293.
Pneumographische Kurve I. 293.
Poikilotherme Tiere I. 44.
Polarisation in den Nerven II. 17.
Polysaccharide I. 71.
Polystomella I. 20.
Postganglionäre Fasern II. 396.
Praeganglionäre Fasern II. 396.
Presbyopie II. 205. 209.
Primärfollikel II. 402.
Primärstellung der Augen II. 249.
Primordialschlauch I. 22.
Princip der einfachsten Innervation II. 251; — der Erhaltung der Energie I. 2.
Projektion der Empfindungen nach aussen II. 68; — der Gesichtsempfindungen nach aussen II. 254.
Prostata II. 401.
Protagon I. 68.
Protanope II. 243.
Proteïde I. 66.
Proteïnstoffe, s. Eiweisskörper.
Proteolytische Enzyme I. 219. 229.
Proteosen I. 227.
Protoalbumose I. 226.
Protoplasma I. 17; — Aggregatzustand I. 21; — chemische Eigenschaften I. 21; — Einschlüsse I. 22; — Eiweisskörper in I. 21; — Morphologie I. 22; — osmotisches Verhalten I. 35; — physikalische Eigenschaften I. 21; — Strömungen I. 40; — Wechselwirkung mit dem Kern I. 18; — Zerfall beim Stoffwechsel I. 107. 112.
Protoplasmafortsätze II. 267.
Prozesse, dissimilatorische I. 27; — synthetische I. 27.
Pseudonukleïne I. 66.
Pseudopodien I. 35. 40.
Psychologie I. 5.
Psychophysisches Gesetz II. 77.
Psychophysische Leistungen des Grosshirns II. 368.
Psychophysische Methoden II. 74.
Psychophysische Zeitmessungen II. 382.
Pterygoidei I. 260.
Ptomaine I. 125.
Ptyalin I. 221; — Verhalten zu Salzsäure I. 222.
Pubertät II. 400. 403. 416.
Puls in den Arterien I. 190; Frequenz I. 171. 173; — -kurve I. 14. 154. 194; — -qualitäten I. 192; — -welle I. 192.
Pulvinar II. 325.
Pupille II. 200; — Bedeutung für die Zerstreuungskreise II. 185.
PURKINJE's Aderfigur II. 183; — Bilder II. 191; — Phänomen II. 231.
Purpur II. 239; s. auch Sehpurpur.
Pylorus, Bewegungen I. 268; — Innervation I. 269.
Pylorusdrüsen I. 246; — morphologische Veränderungen I. 248.
Pylorusfistel I. 247.
Pyramidenbahnen II. 299. 356.
Pyramiden-Seitenstrangbahn II. 299. 356.
Pyramiden - Vorderstrangbahn II. 299. 356.

Qualität der Empfindung II. 66.
Quecksilbermanometer I. 10. 180.
Querschnitt, mittler II. 259.
Querwindungen des Temporallappens II. 364.
Quotient, respiratorischer I. 329.

Rachen, s. Pharynx.
Raddrehung II. 251.
Rami communicantes II. 396.
Randzone der Rückenmarkstränge II. 300.
Raumsinn II. 116.
Reaktionszeit II. 382.
Rechtes Bild II. 165.
Rectum, Innervation I. 273.
Reducierende Substanzen im Harn I. 368.
Reduciertes Auge II. 179.
Reflexe II. 2. 277. 281; — allgemeine II. 282; — geordnete II. 282; — Ausbreitung im Rückenmark II. 294; — Hemmung II. 283; — durch sympathische Ganglien II. 290; — bei verschiedenen Reizen II. 286; — Verstärkung II. 285.
Reflexe auf die Atmung I. 313; — auf die Gefässe I. 210; — auf das Herz I. 169; — auf den Magen I. 243; — auf den Pankreas I. 250; — auf die Speicheldrüsen I. 242.

Reflexion des Lichtes II. 164.
Reflexion von Wellen I. 191.
Reflexionswinkel II. 164.
Reflextonus II. 287. 294.
Refraktion, statische, im Auge II. 187; — Bestimmung mit dem Augenspiegel II. 216; s. auch Brechung.
Refraktometer II. 175.
Regenbogenhaut II. 200; — Innervation II. 200. 202. 295. 324.
Regeneration von Nervenzellen II. 281; des Sehpurpurs II. 224.
Regio olfactoria II. 122.
Register der Stimme II. 155.
Registrierapparate I. 9.
Registrierung durch Luftübertragung I. 13; — durch Photographie I. 15; vgl. auch Methodik bei den einzelnen Organen.
Regulation der Atmung I. 309; — der Körpertemperatur I. 384. 395.
Reibungslaute II. 61.
Reife des Eies II. 403.
Reifes Alter II. 413.
Reiz und Empfindung, qualitative Beziehungen II. 64; quantitative Beziehungen II. 70.
Reize, schnell wiederholte II. 21.
Reizbarkeit I. 48.
Reizhaar II. 72.
Reizmittel im allgemeinen I. 48.
Reizschwelle II. 71; — bei Geruchsempfindungen II. 124; — bei Geschmacksempfindungen II. 121.
Reizstärke, Einwirkung auf die Kontraktion des Muskels II. 28.
Reizung, automatische I. 51; II. 277. 287; — chemische I. 52; — elektrische I. 56; — elektrische der Muskeln und der Nerven II. 10; — elektrische beim Menschen II. 20; — durch Licht I. 55; — mechanische I. 54; II. 10; — monopolare II. 20; — durch Wärme I. 56.
Relative Akkommodationsbreite II. 211.
Reserveluft I. 300.
Residualluft I. 300.
Resonanz II. 133.
Resonanztheorie II. 142; — Einwendungen II. 146; — Erweiterung II. 148.
Resonatoren II. 133; — im Ohr II. 142.
Resorption s. Aufsaugung.
Respiration s. Atmung.
Respirationsapparate I. 76.
Respiratorischer Gaswechsel I. 324, 331.
Respiratorischer Quotient I. 329.
Respiratorische Variationen des Blutdruckes I. 205.
Restitution nach Läsionen der Grosshirnrinde II. 355. 375.
Retikulin I. 68.
Retina s. Netzhaut.
Rheokord II. 10.
Rheotom II. 24.
Rhodanwasserstoff I. 221. 358.
Richtige und falsche Fälle II. 75.
Richtungslinien II. 185.
Riechen II. 122.
Riechende Substanzen II. 122.
Riechspalte II. 122.
Riechsphäre II. 363.
Rindenepilepsie II. 340. 350.
Rindenfelder, motorische: II. 340; — Ausschaltung II. 351. 357; — Entwicklung II. 357; — Reizung II. 341; — physiologische Bedeutung II. 371.
Rindenfelder, sensorische: II. 359; — Bewegungssinn II. 361; — Gefühlssinn II. 360; — Gehörssinn II. 363; — Geruchssinn II. 363; — Geschmackssinn II. 363; — Gesichtssinn II. 365; — Tastsinn II. 360.
Rindenfelder für vegetative Verrichtungen II. 358.
Rippenatmung I. 294.
Rippenbewegungen I. 294.
RITTER'scher Tetanus s. Öffnungstetanus.
Rohrzucker I. 70.
Rollbewegung II. 321.
Rotationsbewegung im Protoplasma I. 40.
Rote Blutkörperchen I. 128.
Rotblindheit II. 241.
Rotgrünblindheit II. 245.
Rückenmark, Bau II. 268; — Centren II. 293; — Einfluss auf vegetative Vorgänge II. 295; — Elektrische Reizung II. 296; — Exstirpation II. 289; Fortpflanzung der Erregung II. 296; — Hemisektion II. 301; — Leitungsbahnen II. 296.
Rückenmarksnerven II. 393.
Rückenmarkswurzeln II. 268; — verschiedene Aufgabe II. 272.
Rückläufige Sensibilität II. 272.
Rundes Fenster II. 140.

Saccharose I. 70.
Sacculus II. 104.
Sättigungsgrad der Farben II. 234.
Säugetiere, Exstirpation des Grosshirns II. 330.
Säuglingsalter II. 412.
Säure des Magensaftes I. 224.
Salze als Nahrungsstoffe I. 97.
Salzgeschmack II. 118.
Salzhunger I. 98. 114.
Salzplasma I. 137.
Salzsäure im Magensaft I. 224; — Ort der Bildung I. 248; — antiseptische Wirkungen I. 275.
Samen II. 400.
Samenblasen II. 401.
Sammellinsen II. 174.
Sarkolemma II. 4.
Saurer Geschmack II. 118.

Sauerstoff, Aufnahme I. 319. 325; — im Blute I. 319; — in den Blutkörperchen I. 323; — im Plasma I. 323; — in der inspirierten Luft I. 328; — in der exspirierten Luft I. 329; — Partiardruck in der Luft I. 319.
Sauerstoffmangel I. 28.
Sauerstoffspannung im Blut I. 325.
Saugen I. 261.
Saugraum I. 261.
Saugung in der Brusthöhle I. 156.
Scaleni I. 296.
Schädliches Licht II. 190.
Schädlicher Luftraum in den Lungen I. 301.
Schall, s. Geräusch, Klang, Ton.
Schallleitung im Ohr II. 135.
Schattenbild der Netzhautgefässe II. 183.
Schattenversuch II. 246.
Scheinfüsse I. 40.
SCHEINER's Versuch II. 254.
Scheitelwindungen, s. Parietalwindungen.
Schematisches Auge II. 178.
Schiefe Incidenz II. 197.
Schielen II. 259.
Schilddrüse, innere Sekretion I. 344.
Schläfenwindungen, s. Temporalwindungen.
Schlaf II. 387.
Schleife II. 298.
Schleim, s. Mucin.
Schleimdrüsen I. 220; — morphologische Veränderungen I. 239.
Schliessungszuckung II. 13.
Schluchsen I. 302.
Schlucken I. 261; — Innervation I. 264. 267; — -reflex I. 264; — Verschluss der Mundhöhle I. 265; — des Nasenrachenraumes I. 265; — des Kehlkopfes I. 266.
Schluckgeräusche I. 267.
Schlundkopf, Verhalten beim Schlucken I. 263.
Schmeckbecher II. 117.
Schmerzempfindungen II. 90; — Nerven II. 93.
Schmerzpunkte II. 93. 94.
Schnecke II. 142.
Schreibkapsel I. 14.
Schreibvorrichtungen I. 12.
Schutz gegen Wärmeverlust I. 392.
Schutzeinrichtungen des Auges II. 265; — der Lungen I. 304.
Schutzimpfungen I. 32.
Schritte II. 62.
Schwangerschaft II. 405.
SCHWANN's Versuch II. 33.
Schwebungen II. 146.
Schwefel in der Galle I. 252; — im Harn I. 358.
Schwefelbakterien I. 29.
Schwefelhaltige Zersetzungsprodukte I. 358.
Schwefelsäure als Zersetzungsprodukt I. 358.
Schweifkern II. 339.
Schweiss I. 380; — Harnstoff I. 75.
Schweissdrüsen, Absonderung I. 380; — Innervation I. 381.
Schwelle, s. Reizschwelle.
Schwerpunkt des menschlichen Körpers II. 53.
Schwimmblase der Fische, Gase I. 326.
Schwimmen II. 62.
Schwindel bei Läsionen des Kleinhirns II. 318; — durch Reizung der Bogengänge II. 114.
Schwingungen II. 128.
Schwingungszahl II. 129.
Scybala I. 282.
Scyllium canicula II. 327.
Secale I. 125.
Seelenblindheit II. 379.
Segmentierung im Nervensystem II. 281.
Sehaxe II. 197; — Winkel mit der Gesichtslinie II. 197.
Sehen, direktes II. 180; — indirektes II. 180; — mit zwei Augen II. 257; — stereoskopisches II. 262.
Sehgelb II. 224.
Sehhügel II. 325. 326.
Sehnenfäden der Herzklappen I. 143.
Sehnenreflexe II. 294.
Sehpurpur II. 223. 233.
Sehschärfe II. 186.
Sehsphäre II. 365.
Seifen im Darm I. 278; — Wirkung im Blute I. 290.
Seitendruck einer strömenden Flüssigkeit I. 176; — des Blutes, s. Blutdruck.
Seitenhorn II. 268.
Seitenstrang II. 268.
Sekret I. 39.
Sekretion bei Elementarorganismen I. 38; — der Verdauungssäfte I. 233; s. Absonderung.
Sekretion, innere, s. innere Sekretion.
Sekundärstellungen II. 252.
Selachier, Exstirpation des Grosshirns II. 327.
Selbstdigestion des Magens I. 249.
Selbststeuerung der Atembewegungen I. 311.
Semilunarklappen I. 143.
Semipermeable Membranen I. 33.
Sensibilité récurrente II. 272.
Sensible Rückenmarksnerven II. 393.
Sensorische Aphasie II. 373.
Sensorische Funktionen der Haut II. 79.
Sensorische Rindenfelder II. 359. 368.
Seröse Räume, Resorption I. 339.
Serrati I. 296.
Serum (Blut) I. 134.
Serumalbumin I. 65. 368.
Serumglobulin I. 65.
Seufzen I. 302.
Shock II. 308.
Sigmoidealwindung II. 340.
Signal, elektrisches I. 9. 12.
Simultaner Kontrast II. 245.
Sinnesempfindungen II. 64; — Rindenfelder II. 359; vgl. die einzelnen Sinne.

Sinnesenergien, Lehre von den specifischen II. 69.
Sinnessphären II. 360.
Sinnestäuschungen II. 99.
Sinus VALSALVAE I. 143.
Sirene II. 128.
Sitzen II. 57.
Skala, musikalische II. 129.
Skatol I. 363.
Skatoxyl I. 364.
Skatoxylschwefelsäure I. 364.
Skelettmuskeln, mechanische Wirkungen II. 51; — Einfluss des Rückenmarkes II. 293.
Skiaskopie II. 189.
Solanin I. 125.
Sonnenspektrum II. 221.
Sopran II. 158.
Spannung eines Gases in einer Flüssigkeit I. 319; — der Blutgase I. 325; — osmotische I. 34; — des Muskels II. 6.
Specifische Sinnesenergien II. 69.
Speichel I. 220.
Speicheldrüsen I. 220; — Innervation I. 235. 241; — morphologische Veränderungen I. 239.
Spektrum II. 221; — Helligkeit II. 231.
Sperma II. 400.
Spermatozoen II. 400.
Spermin I. 344.
Spezielle Nervenphysiologie II. 390.
Sphincter ani I. 282; — Innervation I. 285; II. 295.
Sphincter pupillae II. 200; — Innervation II. 202.
Sphincter vesicae I. 378; — Innervation II. 295.
Sphygmogramm, s. Pulskurve.
Sphygmograph I. 192; — mit Luftübertragung I. 14.
Sphygmomanometer I. 181.
Spinalganglion II. 269; — physiologische Aufgabe II. 292.
Spinalnerven, s. Rückenmarksnerven.
Spirometer I. 293.
Splanchnicus, Gefässnerv I. 208. 215; — Hemmungsnerv für den Darm I. 273; s. Sympathicus.
Sprachlaute II. 158.
Sprachregion II. 373.
Sprachvorstellungen II. 371.
Squalius cephalus II. 326.
Staar II. 179. 205.
Stäbchen II. 181; — lichtempfindliche Schicht der Netzhaut II. 184; — als Dunkelapparat 232; — Träger des Sehpurpurs II. 224.
Stärkearten I. 71; — Bildung bei den Pflanzen I. 25; — Verdauung I. 221; vgl. Kohlehydrate.
Stärkecellulose I. 71.
Stärkekleister I. 71.
Stärkekörnchen in Pflanzenzellen I. 71.
Standbein II. 58.
Stapedius II. 141.
Starre Röhren, Strömung in I. 174.
Statische Refraktion II. 187; — Bestimmung mit dem Augenspiegel II. 216.
Stearin I. 69.
Stehen II. 52. 54.
Steigbügel II. 138.
STENSON's Versuch II. 279.
Stentor I. 41.
Stereoskop II. 263.
Stereoskopisches Sehen II. 262.
Sterkobilin I. 278. 367.
Sternocleidomastoideus I. 296.
Stickoxydhämoglobin I. 133.
Stickstoff, Aufnahme bei den Pflanzen I. 26; — im Blute I. 319; — in der Galle I. 252; — im Harn I. 75. 365.
Stickstofffreie Substanzen im Körper I. 68.
Stickstofffreie Zersetzungsprodukte I. 353.
Stickstoffgleichgewicht I. 75. 89. 108.
Stickstoffhaltige Substanzen im Körper I. 63.
Stickstoffhaltige Zersetzungsprodukte I. 74; — im Harn I. 75; — in den Faeces I. 74; — des Eiweisses I. 354.
Stillen I. 261.
Stimmbänder, Bewegungen bei der Stimmbildung II. 154; — bei den Atembewegungen I. 301.
Stimmbildung II. 154.
Stimme II. 151; — Lage II. 157; — Umfang II. 157.
Stimmgabel II. 134; — Kurve I. 9.
Stimmregister II. 155.
Stimmritze II. 152.
Stimmwechsel II. 157.
Stirnwindungen, s. Frontalwindungen.
Stoffaufnahme der Elementarorganismen I. 32.
Stoffwechsel I. 73; — beim Hunger I. 83; — bei Zufuhr von Nahrung I. 88; — Theorie I. 106; — bei Zufuhr von Eiweiss I. 88; — bei Zufuhr von Fett I. 92; — bei Zufuhr von Kohlehydraten I. 93; — bei Zufuhr von Pepton, Leim, u. s. w. I. 95.
Stoffwechselprodukte, Einwirkung auf den Körper I. 342.
Stoffwechselversuch, Beispiel I. 79.
Stränge, Rückenmarks- II. 278. 296.
Strahlung, Wärme- I. 391.
Strangzelle II. 270. 300.
Streifenhügel II. 339.
Strömung einer Flüssigkeit in elastischen Röhren I. 178; — in starren Röhren I. 174; — des Blutes in den Arterien I. 179; — in den Kapillaren I. 198; — in den Venen I. 200.
Stroma der Blutkörperchen I. 131.
Stromdichte II. 13.
Stromschleifen II. 13.
Stromuhr I. 185. 187.

Sublingualisdrüse, s. Speicheldrüsen.
Sublingualisspeichel I. 220.
Submaxillarisdrüse, s. Speicheldrüsen.
Submaxillarspeichel I. 220.
Substanzverlust beim Hungern I. 86.
Süsser Geschmack II. 118.
Suggestion I. 343.
Summation von Reizwirkungen I. 50; — beim Muskel und Nerven II. 21; — im centralen Nervensystem II. 269.
Summationstöne II. 147.
Symbiose I. 23.
Symmetrische Konvergenz II. 253.
Sympathicus II. 395.
Sympathische Ganglien, Reflexe II. 290.
Syncythien I. 19.
Synthesen im Körper I. 59.
Syntonin I. 65.
Systole I. 141. 145.

Tachogramm I. 190.
Tachograph I. 189.
TALBOT's Satz II. 228.
Talgdrüsen I. 379.
Tambour à levier I. 14.
Tartronsäure I. 362.
Tastempfindungen II. 100; — Rindenfeld II. 360.
Taube, Exstirpation des Grosshirns II. 329.
Taurin I. 230.
Taurocholsäure I. 230. 368.
Technik, s. die einzelnen Organe und Verrichtungen.
Temperatur, Einwirkung der Temperatur des umgebenden Mediums I. 31; — des Gehirns II. 388; — des Menschen I. 384; — in den Kleidern I. 394; — Einwirkung auf das Herz I. 163; — bei den kaltblütigen Tieren I. 44; — bei den Säugetieren I. 384; — bei den Vögeln I. 384; — nach dem Tode I. 387.
Temperaturempfindung II. 79.
Temperaturpunkte II. 80; — Ortssinn II. 90.
Temporalwindungen II. 363. 374.
Tenor II. 158.
Tensor tympani II. 141.
Terminale Atmungen I. 315.
Tetanus II. 21; — Arbeitsleistung II. 33; — Wärmebildung II. 34.
Thalamus opticus II. 325.
Thalassicolla I. 19.
Thaumatrop II. 229.
Theca folliculi II. 402.
Thorax, s. Brustkasten.
Thrombin I. 137.
Thyreoidea, s. Schilddrüse.
Thyreojodin I. 346.
Tiefenwahrnehmung II. 261.
Tierisches Gummi I. 71.
Tierische Wärme I. 388.
Timbre II. 131.
Tod I. 61.
Ton: Höhe II. 128; — Klangfarbe II. 131; — Reizschwelle II. 73; — Stärke II. 128; — Tontaubheit II. 376; — Unterschiedsempfindlichkeit II. 143.
Tonus II. 287; — der Gefässe I. 213; — der Skelettmuskeln II. 288; — der Sphinkteren I. 378; II. 288.
Torpedineen I. 48.
Totenstarre II. 43.
Toxine I. 37.
Trägheitsmomente II. 49.
Trägheitsradius II. 49.
Tränen II. 265.
Tränendrüsen II. 265.
Transfusion I. 185.
Transsudation, s. Gewebsflüssigkeit, Bildung.
Traubenzucker, s. Dextrose.
Trichromatisches Farbensystem II. 240.
Tricuspidalisklappe I. 142
Trigeminus II. 118. 201. 260. 390.
Trioxyakrylsäure I. 357. 366.
Trochlearis II. 324. 390.
Trommelfell II. 137.
Trommelhöhle II. 141.
Trophische Nerven II. 275.
Trophoplasten I. 25.
Trübungen der Augenmedien II. 191.
Trypsin I. 219, 229; — Zerstörung durch den Magensaft I. 281; — im Harn I. 281.
Trypsinzymogen I. 229.
Tuba EUSTACHII II. 141.
Tuba FALLOPPII II. 403.
Turgor I. 35.
Tyrosin I. 229. 369.

Überlastung II. 29.
Überlebende Organe I. 7.
Übermaximale Zuckungen II. 15.
Ultrarote Strahlen, Sichtbarkeit II. 220.
Ultraviolette Strahlen, Wirkung auf Elementarorganismen I. 55; — Sichtbarkeit II. 222.
Uncus II. 363.
Unipoläre Wirkungen II. 12.
Unpolarisierbare Elektroden II. 11.
Unterbrecher für Induktionsapparate II. 12.
Unterkiefer, Bewegungen I. 260.
Unterscheidungszeit II. 386.
Unterschiedsempfindlichkeit II. 75; — für Farben II. 233; — für Töne II. 143.
Unterschiedsschwelle II. 74.
Urate in den Harnkanälchen I. 374; s. auch Harnsäure.
Ureier II. 402.
Ureteren I. 375.
Urin s. Harn.
Urobilin I. 367.
Urzeugung I. 17.
Uterus, s. Gebärmutter.
Utriculus II. 104.

Vacuolen I. 22; — kontraktile I. 23.
Vagina, Innervation II. 295. 408.

Vagus II. 392; — Wirkung auf das Herz I. 164; — auf den Blutdruck I. 182; — auf die Atmung I. 309; — auf den Magen I. 243; — auf den Pankreas I. 250.
Vaguspneumonie II. 275.
Valvula mitralis I. 142.
Valvula tricuspidalis I. 142.
Vampyrella I. 37.
VAROL's Brücke, s. Brücke.
Vasomotorische Nerven s. Gefässnerven.
Vegetabilische Nahrungsmittel I. 125.
Vegetabilische Stärke I. 71.
Vegetarismus I. 124.
Vegetative Verrichtungen und Grosshirnrinde II. 358.
Venen, Blutdruck I. 201; — Blutströmung I. 200; — Elasticität I. 200; — Innervation I. 215.
Venenklappen I. 202.
Venöses Blut, Gase I. 325.
Verbrennung I. 27.
Verbrennungswerte der Nahrungsstoffe I. 80.
Verdaulichkeit der Nahrungsmittel I. 276.
Verdauung I. 218; — bei den Elementarorganismen I. 36; — im Darm I. 277; — im Magen I. 274; — in der Mundhöhle I. 274; — intracellulare I. 36; — extracellulare I. 36.
Verdauungsdrüsen I. 233.
Verdauungsenzyme I. 219; — Schicksal im Darm I. 281; — im Harn I. 281; vgl. auch die einzelnen Drüsen.
Verdauungsrohr, Bewegungen I. 259.
Verdauungssäfte I. 218; — Absonderung I. 233.
Verlorenes Licht II. 190.
Verschlusszeit I. 150.
Verstärkung von Reflexen II. 285.
Vertretungswerte der Nahrungsstoffe I. 82.
Verwesung I. 61.
Verzweigte Röhren, Strömung einer Flüssigkeit in I. 177.
Vesikulardrüsen II. 401.
Vesikulares Geräusch I. 304.
Vestibularis II. 104.
Vierhügel II. 323.
Violettblindheit II. 241.
Virtuelles Bild II. 165.
Visieren II. 185.
Visierlinien II. 185.
Vitalismus I. 2.
Vitalkapacität I. 300.
Vitellin I. 66.
Vivisektion I. 5.
Vögel, Exstirpation des Grosshirns II. 329.
Vokale II. 158.
Vorderhirn II. 309.
Vorderhorn II. 268.
Vorderseitenstränge II. 301.
Vorderstränge II. 268.
Vorhöfe des Herzens I. 145.
Vorläufige Reflexe II. 279.
Vorstellung II. 65.
Vorticella I. 41.

Wachstum des Menschen II. 412.
Wärme, als Reizmittel I. 56; — Quellen der tierischen I. 388; — Einwirkung auf die Elementarorganismen I. 31.
Wärmeabgabe des Körpers I. 82.
Wärmebildung bei den Tieren I. 44; — bei den Pflanzen I. 44; — im Muskel II. 33; — in den Nerven II. 33; — Regulierung I. 395; — Grösse der Wärmebildung im menschlichen Körper I. 389; — bei der Sekretion I. 234.
Wärmeempfindung II. 79.
Wärmeleitung I. 391.
Wärmepunkte II. 80; — Ortssinn II. 90.
Wärmeregulierung I. 395; — Centren I. 399.
Wärmestrahlung I. 391.
Wärmeverlust I. 391; — Regulierung I. 398; — Schutz gegen I. 391.
Wässerige Feuchtigkeit, Brechungsvermögen II. 176.
Wahlmethode II. 385.
WALLER's Degeneration II. 273.
Warmblütige Tiere I. 44.
Wasserdampfabgabe durch die Haut I. 382. 392; — durch die Lungen I. 391.
Wasserentziehung I. 32.
Wasserverdunstung I. 391.
WEBER's Gesetz II. 70; — Prüfung II. 74.
Wechselwirkungen zwischen den Organen I. 341.
Wehen II. 106.
Weibliche Geschlechtsorgane II. 402.
Weinsäure I. 362.
Wellenbewegung in elastischen Röhren I. 190; — in den Arterien I. 192.
Wellenreflexion I. 191.
Wettstreit der Sehfelder II. 261.
Widerstand bei einer strömenden Flüssigkeit I. 176.
Wille, Reizung durch II. 277.
Willkürliche Muskelkontraktionen II. 23.
Wimperhaare I. 41.
Wimperinfusorien I. 36.
Windungen des Grosshirns s. die einzelnen Windungen.
Winkel α II. 197.
Wortblindheit II. 372.
Worttaubheit II. 374.
Wurfbewegung II. 29.
Wurzelknollen bei den Leguminosen I. 26.

Xanthin I. 66. 357; II. 5.
Xanthoproteinreaktion I. 64.

YOUNG-HELMHOLTZ'sche Farbenhypothese II. 239.

Zählzellen im Ohr II. 149.
Zapfen II. 181; — als Hellapparat II. 232; — Lichtempfindliche Schicht der Netzhaut II. 184.
Zapfeninnenglieder, Bewegungen II. 225.
Zeigerbewegungen II. 321.
Zeitbestimmungen I. 11; — der psycho-physischen Prozesse II. 382.
Zeitreize II. 15.
Zelle I. 17.
Zellkern I. 17. 24.
Zellmembran I. 18.
Zellsaft I. 22; — osmotisches Verhalten I. 34.
Zellturgor I. 35.
Zersetzungsprodukte, Abgabe bei den Elementarorganismen I. 38; vgl. Abbau.
Zerstreuungskreis II. 184.
Zerstreuungslinsen II. 174.
Zeugung II. 399; — Fähigkeit II. 401.
Zitterlaute II. 161.
Zona pellucida II. 402.
Zonula Zinnii und die Akkommodation II. 208.
Zucker I. 70; II. 5; — im Harn I. 358. 369; — Verhalten nach Pankreasexstirpation I. 349.
Zuckerbildung in der Leber I. 360.
Zuckerharnruhr I. 360.
Zuckerstich I. 360; II. 311.
Zuckung, einfache II. 7; — summierte II. 7; — übermaximale II. 15.
Zuckungsgesetz II. 16.
Zuckungsverlauf verschiedener Muskeln II. 9.
Zunge, Geschmacksorgan II. 117; — beim Schlucken I. 262.
Zungenpfeifen II. 151. 154.
Zwangsbewegungen II. 325.
Zwangsstellungen II. 320.
Zwerchfell I. 296.
Zwischenhirn II. 325.
Zymogen I. 219.

Druck von Fischer & Wittig in Leipzig.











